NOVAPEX 6 (HS 3): 1-42, 10 juin 2005

Problèmes taxonomiques du complexe *Laevicardium oblongum-crassum* (Mollusca: Bivalvia: Cardiidae)

Jacques VIDAL
Attaché au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
Département Systématique et Evolution
USM Taxonomie et Collections
55 rue Buffon, 75005 Paris, France.
jacques.vidal6@wanadoo.fr

TABLE DES MATIERES

MOTS CLEFS. Cardiidae,Laevicardiinae, Europe, Afrique Nord-Ouest, *Laevicardium, oblongum, crassum,* sous- espèces.

KEYWORDS. Cardiidae,Laevicardiinae, Europe, Northwest Africa, *Laevicardium, oblongum, crassum,* subspecies.

RESUME. Le genre *Laevicardium* est représenté dans les mers européennes et nord-ouest africaines par un complexe de formes variées dans lequel divers auteurs ont reconnu de nombreuses variétés ou sous-espèces. Ils se sont cependant généralement accordés à n'y reconnaître que deux groupes en se basant sur deux caractères seulement:la forme de la coquille et la présence de côtes. Ces deux groupes sont érigés en deux espèces: *Laevicardium oblongum* (Gmelin, 1791), allongé et costulé, et *Laevicardium crassum* (Gmelin, 1791), arrondi et lisse.
La reprise de ce problème par l'examen d'un maximum d'échantillons et d'une revue aussi complète que possible de la littérature, m'a amené, d'une part à conclure qu'une division en cinq groupes était beaucoup plus satisfaisante et, d'autre part, à mettre en doute le caractère d'espèce de chacun de ces groupes. Afin de rendre plus claire la présentation de ce problème difficile, le présent exposé comprendra deux parties: une première partie où seulement des faits d'observation seront présentés, sans souci d'interprétation, et une deuxième partie qui fera l'objet d'une discussion et où sera proposée une interprétation taxonomique. Plus précisément:
Première partie: Répartition des diverses formes du complexe en cinq morphogroupes:
Chacun des cinq groupes fait l'objet:
- d'une description basée sur les échantillons examinés, la plupart étant cités avec leurs caractéristiques morphologiques;
- d'une chrésonymie (liste des diverses appellations dans la littérature) lorsque la nature de la forme est nettement décelable d'après les indications des auteurs;
- d'un examen de la répartition géographique et de la répartition bathymétrique, d'après les échantillons et la littérature.

Les groupes seront désignés par des numeros sans préjuger, à cet instant, de leur statut taxonomique: Groupe I, constitué par les "formes I", ...à Groupe V, constitué par les "formes V".
Deuxième partie. Interprétation: Les cinq groupes forment une seule espèce polytypique *Laevicardium oblongum.*
Les caractères autres que la forme et la costulation, qui ont servi à la séparation précédente, sont examinés, en particulier la " costulation intérieure marginale ", la charnière et certaines parties anatomiques. On constate que tous ces caractères, à peu de choses près, sont communs à tous les groupes. Si l'on tient compte du fait qu'il existe des formes intermédiaires, impossibles à placer dans un groupe ou dans un autre, et que certains lots de juvéniles renferment, outre ces formes intermédiaires, plusieurs sinon toutes les cinq formes, on est amené à une première interprétation: le complexe est formé d'**une seule espèce polymorphe.**
Dans la littérature, beaucoup d'auteurs ont reconnu l'existence de tous ces problèmes taxonomiques dans le complexe et ont failli arriver à la conclusion précédente, mais ils se sont tous ralliés, en fin de compte, au consensus de la " bispécificité ". Certains d'entre eux cependant ont résolu le problème en concluant à l'existence de plus de deux espèces.
L'examen de la répartition géographique et bathymétrique des différentes formes vient enfin apporter un élément important pour l'interprétation. On peut constater, en effet, que les cinq formes décrites dans la première partie occupent des domaines nettement différents, à la fois géographiques et écologiques (profondeurs) et satisfont donc à la définition de sous-espèces. Il s'agirait donc d'un complexe constitué d'**une seule espèce polytypique**, les différentes formes étant des écophénotypes. Mais ces derniers, compte tenu de l'existence possible de tous les types dans les populations de juvéniles, seraient d'une catégorie particulière encore peu connue pour ce qui concerne les relations du phénome avec le génome. Les cinq sous-espèces écophénotypiques proposées sont:

1) *Laevicardium oblongum oblongum* (Gmelin, 1791), correspondant au groupe I
2) *Laevicardium oblongum crassum* (Gmelin, 1791), correspondant au groupe II.
3) *Laevicardium oblongum gibba* (Jeffreys, 1863), correspondant au groupe III
4) *Laevicardium oblongum senegalense* (Dautzenberg, 1891), correspondant au groupe IV
5) *Laevicardium oblongum castanea* n. subsp., correspondant au groupe V.

ABSTRACT. The genus *Laevicardium* is represented in the European and Northwest African seas by a complex of varied forms. Although numerous varieties or subspecies have been recognized by authors, they generally agree to distinguish two groups based on only two characters: the shape of the shell and the presence of ribs. These two groups have been raised at the level of two species: *Laevicardium oblongum* (Gmelin, 1791), elongate and costate and *Laevicardium crassum* (Gmelin, 1791), round and smooth.

The resumption of this issue by the examination of a maximum of samples and a review, as comprehensive as possible, of the literature has led me to conclude that a division in five groups is much more satisfactory and to question whether these groups might be species.
In order to clarify the presentation of this difficult issue the present paper is divided in two parts: a first part with only observational facts and no concern for interpretation, and a second part devoted to discussion and taxonomic interpretation.
First part. Distribution of the various forms of the complex into five morphogroups. Each of the five groups is subject to:
- a description based on the examined samples, most of them mentioned with their morphological features;
- a chrisonomy (list of the various names mentioned in the literature) when the nature of the form is clearly detectable from the author's indications;
- an examination of the geographic and bathymetric distribution according to the samples and the literature.

The five groups are provisionally designated with numbers without prejudging, for the moment, their taxonomic status: Group I (including the "forms I")......to Group V (including the "forms V").

Second part. Interpretation: The five groups constitute only one polytypic species, *Laevicardium oblongum.*
Characters other than those used for the previous separation (i.e. shape and ribs) are studied, in particular the interior marginal ribs, the hinge, and some anatomical parts. We notice that all these characters are common to all groups.
Considering that intermediate forms, which are impossible to put in a group, exist, and that within some sets of juveniles, besides those intermediaries, several, if not the five forms, can be present, we are led to a first interpretation: the complex is formed of **only one polymorphic species**.
A lot of authors have recognized all of these taxonomical problems. They were just about to reach the prior conclusion, but at the end most of them came over to the idea there were two species, while some ones solved the issue by concluding there were more than two species.
The examination of the geographic and bathymetric distribution of the various forms gives at last an important fact for interpretation. The five forms described in the first part inhabit very different areas, both geographically and ecologically (depth). So they fulfil the subspecies definition. It should be a complex of **only one polytypic species**, the different forms being ecophenotypes.

The suggested five ecophenotypic subspecies are:
1) *Laevicardium oblongum oblongum* (Gmelin, 1791), corresponding to group I.
2) *Laevicardium oblongum crassum* (Gmelin, 1791), corresponding to group II.
3) *Laevicardium oblongum gibba* (Jeffreys, 1863), corresponding to group III.
4) *Laevicardium oblongum senegalense* (Dautzenberg, 1891), corresponding to group IV.
5) *Laevicardium oblongum castanea* n. subsp., corresponding to group V.

1ère partie: Répartition des diverses formes du complexe en cinq_morphogroupes

INTRODUCTION

Le présent article entre dans le cadre d'un projet d'étude plus générale du genre *Laevicardium.* Mon attention s'est d'abord portée sur les représentants européens, qui renferment l'espèce type du genre. La quasi-unanimité des auteurs pense aujourd'hui que le genre *Laevicardium* Swainson, 1840 est représenté dans les mers européennes par deux espèces distinctes: *Laevicardium oblongum* (Gmelin, 1791) espèce type du genre (par désignation subséquente de Stoliczka, 1871) et *Laevicardium crassum* (Gmelin, 1791), et par ces deux espèces seulement. Les diagnoses comparatives des deux espèces sont considérées comme simples, courtes et bien applicables et semblent, à première vue, avoir été adoptées sans réserves par les malacologues. Ces diagnoses se schématisent de la façon suivante:

• *Laevicardium oblongum* (Figs 3-4): coquille allongée (hauteur nettement supérieure à la

longueur), partie médiane extérieure nettement costulée,

• *Laevicardium crassum* (Figs 1-2): coquille non allongée (hauteur équivalente à la longueur), partie médiane extérieure lisse à très faiblement costulée,

Aucun autre caractère des coquilles n'a jamais été pris en considération pour ces diagnoses. Il est évident que s'il examine les images typiques précédentes, figurées en général par les auteurs et choisies pour illustrer les deux espèces, et s'il s'en tient là, le lecteur reste persuadé de la simplicité du problème, comme semblent le penser les malacologues en général, même les auteurs qui n'ont pas poussé plus loin l'examen de la question.

Il en est tout autrement si l'on reprend la question en détail d'une façon critique, avec l'examen le plus complet possible d'un maximum de matériel et du maximum de références dans la littérature. On s'aperçoit très vite que le problème n'est pas aussi simple que l'on avait pu le croire au départ. Les auteurs qui ont regardé le problème par eux-mêmes, et ne se sont pas contentés des seules opinions de leurs prédécesseurs, ont d'ailleurs tous, plus ou moins explicitement, émis des doutes sur la valeur de la taxonomie exposée ci-dessus et généralement adoptée, et n'ont pas toujours respecté les " règles " précédentes (voir les chrésonymies des groupes considérés). Cependant ils ont tous finalement, pour des raisons souvent inexpliquées, rejoint le consensus général.

Le problème méritait donc bien d'être repris. En effet, plus on examine d'échantillons (réels ou figurés et décrits par les auteurs), plus on s'aperçoit du caractère extrêmement sommaire, schématisé et insuffisant des diagnoses séparatives. On constate que les deux combinaisons de base précédemment citées sont loin d'être les seules possibles. Les combinaisons morphologie-costulation sont très nombreuses (16 variétés au moins nommées par les auteurs, réparties dans les deux groupes précédents, souvent en contradiction avec les définitions). Comme il va être vu, elles peuvent cependant être aisément réparties en seulement cinq groupes, sans se préoccuper, pour le moment, de possibles séparations taxonomiques [voir la première planche (Figs 1 à 9), où les cinq groupes sont illustrés]. Ils seront désignés provisoirement, pour ne pas préjuger de leur statut taxonomique, comme l'ont fait les auteurs par la seule considération des deux caractères précités (parfois même d'un seul), par cinq numéros:

1) Groupe I, constitué de formes I: coquille allongée, grande taille, nettement costulée, couleurs claires (Figs 3-4).
2) Groupe II, constitué de formes II: coquille peu allongée, souvent oblique, de relativement grande taille, lisse à très faiblement costulée, couleurs variables (Figs 1-2).
3) Groupe III, constitué de formes III: coquille assez allongée, taille moyenne, plus faiblement costulée, couleurs variables (Fig. 7).
4) Groupe IV, constitué de formes IV: coquille non allongée, symétrique, petite taille, lisse, couleurs claires (Figs 5-6).
5) Groupe V, constitué de formes V: coquille allongée, légèrement dissymétrique, petite taille, lisse, couleurs foncées (Figs 8-9).

Matériel et méthodes

Le matériel provient des collections du Natural History Museum de Londres [(BM(NH)], de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique de Bruxelles (IRSNB), du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN), du Nationaal Natuurhistorisch Museum de Leiden (NNM), du Zoologisch Museum d'Amsterdam (ZMA), du Zoologisk Museum de Copenhague (ZMUC), et de collections personnelles.

Seules les formes adultes sont examinées pour le moment et, dans la littérature, seules les formes identifiables à coup sûr comme appartenant à l'un des cinq types sont prises en considération.

Les caractères suivants de la coquille sont pris en compte dans ce premier temps:

1) La costulation extérieure, qui peut être pratiquement invisible à peu marquée (formes dites lisses) ou plus ou moins fortement marquée (formes costulées). Le comptage des côtes sera fait sur les crénulations marginales intérieures sur toute la marge.

2) Les mensurations, avec mesure de H = hauteur, L = largeur, E = épaisseur, et le calcul des rapports L/H et E/L. Les coquilles dont L/H est nettement inférieur à 1 (entre 0,90 et 0,80) sont qualifiées d'allongées; les autres, plus proches de 1 (entre 1,00+ et 0,90) sont dites arrondies ou non allongées.

Dans chaque groupe les échantillons mesurés sont listés et numérotés avec leurs références dans les divers Muséums. Les mesures des échantillons sont données dans l'ordre suivant: H, L, E, L/H, E/L, et facultativement N (nombre de côtes ou plutôt de crénulations marginales intérieures). Les spécimens mesurés sont reportés, avec leurs mesures et le comptage des côtes dans cinq tableaux (Tableau 1 à Tableau 5). Les moyennes citées pour les rapports L/H ou E/L ainsi que le comptage des crénulations sont issus des spécimens cités dans les tableaux pour chaque forme, mais aussi d'autres spécimens non cités.

Dans le tableau final (Tableau 6), indiquant les moyennes, sont reportées également les moyennes pour deux autres caractéristiques des coquilles: rapport D (rapport, sur la valve gauche, de la distance de la pointe de l'umbo à la latérale postérieure, à la distance de l'umbo à la latérale antérieure) et angle A (angle formé, sur la valve droite, par les lignes joignant la dent cardinale majeure aux deux dents latérales).

SYSTEMATIQUE

Famille **CARDIIDAE** Lamarck, 1809
Sous-famille **CARDIINAE** Keen, 1951
Genre ***Laevicardium*** Swainson, 1840. Espèce type *Cardium oblongum* Gmelin, 1791 (par désignation subséquente de Stoliczka, 1871).

DESCRIPTION ET LOCALISATION DES CINQ FORMES.

Laevicardium formes I

Figs 3-4, 14-17, 60, 63-64, 70. Tab. 1, Carte 1

Cardium flavum Linné -- Born, 1780: 47, pl. 3, fig. 8 *non* 7, sans localité. – Poli, 1791: pl. 17, fig. 9; 1795: 63. Sicile.
Cardium oblongum, testa oblonga, gibba etc...Chemnitz, 1782 VI: 195, pl. 19, fig. 190.
Cardium oblongum Gmelin, 1791: 3254, Méditerranée. – Wood W. 1815: pl. 55, fig. 1, Méditerranée. – Dillwyn, 1817: 122, Méditerranée. – Stossich, 1866: 16, golfe de Trieste. – Brusina , 1866: 98, côte Dalmate. – Hidalgo, 1867: 38, Méditerranée. – Weinkauff, 1867: 146, Méditerranée. – Monterosato, 1872: 10: Méditerranée. – Tryon, 1872: 269, Sud Europe et Devonshire (*sic*) -- Granger, 1892: 103, pl. 7, fig. 7. Méditerranée. – BDD, 1892: 303, pl. 49, figs. 1-4, Méditerranée. – Locard, 1892: 307, Méditerranée. – Pruvost , 1895: 652, roche Fountaindrau, Méditerranée, 100m et plus. – Sacco, 1899: pl. 11, figs 45-46, Tertiaire de Piemonte et Liguria. – Gignoux, 1913: 419, Méditerranée.-- Hidalgo, 1916: 203, Méditerranée espagnole.
Laevicardium oblongum (Gmelin) – Nordsiek, 1969: 97 -- Pavia & Demagistris 1971: 104, Pliocène de la région méditerranéenne. – Parenzan, 1974: 185. – Fischer-Piette, 1977: 18, Méditerranée. – Terreni, 1981: 76, côte toscane. – Voskuil & Onverwagt, 1989: 27, fig. 6-1-01. – Cossignani et al., 1992: 35, fig. 330, Adriatique centrale. – Delamotte et al., 1994: 177, fig. 1, Grèce.
Cardium obsoletum Spengler, 1799: 28.
Cardium sulcatum Lamarck, 1819 et Encyclopédie pl. 298, fig. 5, Méditerranée. – Risso, 1826: 332, Alpes Maritimes. – Sowerby, 1841: 5, No 64, Méditerranée. – Reeve, 1845, Sp 48, pl. 9, Méditerranée.
Nota: Voir également la chrésonymie exhaustive et les figurations de Hylleberg, 2004.

Description. Coquille adulte solide, de grande taille, hauteur dépassant 40 à 45 mm et pouvant atteindre 80 mm et plus; le plus souvent légèrement dissymétrique et oblique, avec la moitié postérieure plus longue que l'antérieure; la marge des zones lisses, antérieure et postérieure, souvent plus ou moins rectifiée, donnant apparence de troncatures, surtout sur les coquilles âgées. Mais ces troncatures peuvent ne pas exister et les bords de la coquille rester courbes, ce qui donne une toute autre allure à celle-ci;
Forme allongée, hauteur plus grande que la longueur (rapport L/H moyen = 0,818); épaisseur généralement conséquente (rapport E/L moyen = 0,808).
Costulation de la partie médiane bien marquée, plus forte avec des côtes plus larges dans la partie médio-postérieure.
Périostracum de couleur brune uniforme, plus claire en général ou peu visible dans la partie juvénile, qui peut être teintée de rougeâtre. Coloration intérieure toujours blanche, avec parfois quelques bandes concentriques brun clair.

Répartition géographique (Carte 1). Méditerranée et Adriatique. La forme I adulte ne semble pas dépasser de beaucoup, vers l'ouest, le détroit de Gibraltar. Les citations dans l'Atlantique (sud de la péninsule ibérique, Madeira, Islas Canarias), soit se rapportent à des formes différentes (III ou V), soit, je pense, sont sujettes à caution car provenant de citations bibliographiques non vérifiées, mal interprétées et de généralisations abusives. Par exemple, Gomez Rodriguez & Perez Sanchez (1998: 264) signalent sa présence, d'après la littérature, dans les Islas Canarias, alors que de leur propre aveu, ils ne l'y ont eux-mêmes jamais rencontrée ! Ils figurent et décrivent cependant longuement cette forme dans des dimensions géantes inédites, sans indiquer de localité. Les seules formes adultes dont l'existence est certaine dans les Canaries, recueillies par les pêcheurs ou ayant fait l'objet de dragages, sont toutes de la forme V.
Il n'est nullement exclu que des formes très proches de la forme 1, se retrouvent dans les îles Britanniques [voir à forme III].

Répartition bathymétrique. Je n'ai trouvé aucun élément déterminant pour penser que la forme I adulte puisse se rencontrer dans les zones eulittorales. Toutes les données qui ne prêtent pas à confusion indiquent une répartition au moins infralittorale.
Des coquilles se rencontrent parfois cependant dans les dépots de plage (récoltes personnelles et, par exemple, récoltes sur les plages du Roussillon). Il s'agit toujours, je pense, de valves dépareillées, en mauvais état, vraisemblablement déplacées.
La plupart des lots, généralement anciens, des musées visités ne portent pas de profondeur de récolte. Les prélèvements récents, mieux renseignés, ne sont jamais catalogués comme dépôts de plage, mais comme " filets des pêcheurs, chalutages etc... ", dans des profondeurs variant de 20 à 62m.
Dans la littérature, il y a lieu de prendre en considération deux catégories de sources d'information:
1) Les études bionomiques locales, ou plus générales. C'est le cas de l'étude générale de la Méditerranée de Pérès et Picard (1964) et des études locales

effectuées dans la région de Banyuls-Cap Creus. Toutes indiquent la présence de cette forme dans des conditions nettement circalittorales (voir Pruvot 1895, Pruvot et Robert 1897, Bourcart 1955, Mars 1959, Mars 1965). Cependant, dans la région de Banyuls-Cap Créus, les dragages récents de la campagne " ECOMARGE 1985 " montrent que la forme I est présente seulement jusqu'à 62m et que les formes encore plus profondes doivent être rattachées à la forme V (voir plus loin).

Les études locales donnant des précisions sur les biotopes, et en particulier les profondeurs sont rares.

Citons pour la côte est de la méditerranée (Israël et Sinaï) l'étude de Barash et Danin (1992), qui fait état d'exemplaires de cette forme dans plusieurs localités, à des profondeurs de 49 à 73m.

On peut citer également pour l'Adriatique l'étude de Poggiani et al., 2004, dans la région proche d'Ancona, qui signalent (page 108) " des exemplaires sans parties molles au large de Fano à 40m de profondeur, dans la zone des fonds vaseux, et au large de Pesaro et Fano, dans la zone sablo-vaseuse compacte ". De même , dans la région de Triestre, Vio et al., 1996 signalent comme abondante cette forme dans le détritique côtier du plateau circalittoral.

2) Les ouvrages généraux, principalement axés sur la taxonomie typologique et sur beaucoup d'informations indirectes issues de la bibliographie, en général non vérifiées, référencées ou commentées, signalent l'existence de cette forme depuis 4m (profondeur citée par Marion 1893: 26, dans le Vieux Port de Marseille, pour des formes ininterprétables) jusqu'à 250m (je n'ai pas trouvé l'origine de cette profondeur, citée plusieurs fois, par exemple: Poppe & Goto 1993: 97; Consolado Machedo et al., 1999: 415).

Il faut citer ici cependant, à titre d'exception à l'imprécision habituelle des ouvrages généraux, l'étude de Poutiers qui écrit (1987: 406): " Habitat et biologie: Fonds de vases, sables et graviers des étages infralittoral et surtout circalittoral, jusque vers 200m de profondeur. Prise occasionnelle dans les chaluts de fond, dragues, filets maillants de fond et trémails ".

Nota: Le taxon décrit et désigné ici par Groupe I et considéré comme spécifique par les auteurs, sera interprété plus tard ici comme le taxon subspécifique *Laevicardium oblongum oblongum* (Gmelin, 1791).

Tableau 1. Formes du groupe I. Spécimens mesurés

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – NOMBRE DE CÔTES						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
1. Maroc, Tétouan, pêcheurs, 20m	MNHN, Gofas	60,5	51,2	41,0	0,85	0,80	52	Figs 63-70
2. Maroc, Mdicq, pêcheurs	MNHN, Gofas	59,2	46,5	36,0	0,79	0,77	51	
3. Maroc, Ceuta sud chalutage, 35°53',00N-05°17',19W, 50m	MNHN, von Cosel, 1986	72,0 69,5 58,2 42,0 39,0	60,0 52,0 49,3 33,8 33,7	(44,0) (46,8) 38,6 (25,2) (25,2)	0,83 0,87 0,85 0,80 0,86	0,73 0,90 0,78 0,77 0,75	51 47 53 47 49	
4. Maroc, Ceuta sud, anse Almadabra, 35°52,5'N-05°19,0'W dragages 35-45 m	MNHN, von Cosel, 1986	71,5 53,4 44,6	58,0 45,6 36,8	(50,4) (36,0) (28,0)	0,81 0,85 0,83	0,87 0,79 0,76	51 50 57	
5. Espagne, Malaga, Fuengirola filets des pêcheurs	MNHN, Barrajon et Gofas 1995	75,2 71,0	59,3 56,4	(46,2) (46,0)	0,79 0,79	0,80 0,82	50 51	
6. Espagne, Malaga, Rincon de la Victoria, filets pêcheurs	MNHN, Gofas 1996	77,0 72,0	61,5 59,8	57,7 50,5	0,80 0,83	0,94 0,84	51 52	
7. Algérie, Oran	MNHN, Locard	51,5	42,0	33,8	0,82	0,80	53	
8. Espagne, Alicante, Denia, pêché à –40m	NNM, Coll. J.P Kreps	64,5 55,5	53,9 45,7	44,0 38,8	0,84 0,82	0,82 0,85		
9. Espagne, Barcelona, pêcheurs	NNM, Altamira	58,3	51,8	39,1	0,89	0,75		
10. Roussilon	MNHN, BDD, pl.49, figs 1-2-3-4	75,3 61,6	56, 0 48,0	51,7 42,7	0.74 0,78	0,92 0,89	53 51	 Figs 14-15
11. ECOMARGE 1985, cap Bear CH 141,42°31'N-03°10'E,60-62m	MNHN	65,2	52,3	(40,6)	0,80	0,78	53	
12.0 Roussillon, La Franqui plage après tempête	MNHN, récolte von Cosel 1987	85,0 84,5	67,5 69,5	(54,0) (50,0)	0,79 0,82	0,80 0,72	51	
13. Sète	MNHN, Locard	56,0	44,3	34,4	0,79	0,78	54	
14. Golfe de Marseille	MNHN, coll. anc	72,1	55,0	46,5	0,76	0,85	54	
15. Le Brusc, cap Sicié, 40-100 m	MNHN, Gofas	56,7	45,0	(39,0)	0,80	0,87	50	

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – NOMBRE DE CÔTES						
		H	L	E	L/H	E/L	N	Figures
16. Toulon	MNHN, Vidal, ex coll. ancienne	56,7 53,7 51,0 50,0	47,1 44,6 41,1 43,0	37,7 34,0 33,5 33,0	0,83 0,83 0,81 0,86	0,80 0,76 0,82 0,77	54 52 53 52	
17. Ajaccio	MNHN, Jousseaume 1921	55,3	44,6	34,2	0,81	0,77	55	
18. Ajaccio	MNHN, Locard 1892	56,4 69,4 65,5	43,6 55,5 53,0	37,5 46,6 43,0	0,77 0,80 0,92	0,86 0,84 0,81	53 56 52	Fig. 60
19. Corse, Saint Florent	MNHN, Locard	32,0	28,2	20,6	0,88	0,73		
20. Corse	MNHN, Payraudeau 1825	45,3	36,6	29,6	0,81	0,81	53	
21. Italie, Naples	MNHN, Monticelli 1824	43,2	37,0	28,1	0,86	0,76	51	
22. Italie, Naples	MNHN Petit 1873	79,0	61,2	54,0	0,77	0,88	51	
23. Italie, Messine	MNHN, Benoist 1836	73,0 44,8	55,2 37,1	(48,0) 29,7	0,76 0,83	0,87 0,80	49 51	Figs 3-4
24. Italie, Palerme	MNHN, Coll. ancienne	54,8 35,0	43,8 30,5	36,6 22,7	0,80 0,87	0,84 0,74	53	
25. Mer Adriatique	BM(NH) 2000 00 74, MacAndrew	49,6 58,2	42,2 45,4	31,7 38,6	0,85 0,78	0,75 0,85	51	Fig. 16 Fig. 17
26. Méditerranée	BMN(NH) 20000069/1-3 . Reeve Sp 79 (La 2° figurée)	92,5 81,3 80,0	68,4 63,0 63,2	60,5 56,4 50,9	0,74 0,77 0,79	0,88 0,90 0,81	52 47 54	
27. Sans provenance	MNHN, coll. ancienne	70,3	52,0	48,8	0,74	0,94	50	

Laevicardium formes II

Figs 1-2, 10-13, 59, 61-62, 69, Tab. 2, Carte 2.

Pectunculus subfuscus Lister, 1687: fig. 169.
Cardium laevigatum Linné, – Pennant, 1777: 77, pl. 51, fig. 40, Iles Brit. – Born, 1780: 47, Angleterre – Poli, 1791: 64, pl. 7, fig. 10 (?) – Montagu, 1803: 80, Iles Brit. – Donovan, 1804: pl. 54, Iles Brit. – Wood W., 1815: pl. 54, figs 1-2, Iles Brit. et ailleurs. – Dillwyn, 1817: 123, pl. 51, fig. 40, Iles Brit.-- Turton, 1819: 31, Angleterre et Irlande. – Fleming, 1828: 423, Iles Brit. – Forbes & Hanley, 1848: pl. N, fig. 1, et 1850: 35, Iles Brit.
Cardium serratum Linné – Bruguière, 1789: 229, d'Angleterre à Méditerranée – Lamarck, 1819: 11 et Encyclopédie pl. 299, fig. 2, Océan d'Europe, la Manche.
Cardium crassum Gmelin, 1791: 3254, Méditerranée et mers septentrionales.
Laevicardium crassum Gmelin – Voskuil & Onverwagt, 1989: 76, fig. 6-1-02: Méditerranée – Rolan & Otero Smith, 1996: 232, fig., Galicia – Consolado Machedo, 1996: 146, fig. (*pro parte*), Norvège à Afrique Occidentale, pas en Méditerranée.
Cardium norvegicum Spengler, 1799: 42, Bergen , Norvège. – MacAndrew, 1851 et 1854: Iles Brit. à côte N de l'Espagne – Hidalgo, 1870: 150, pl. 40, fig. 1 – Nobre, 1931: 37, pl. 59, fig. 3, côtes du Portugal – Agüera, 1971: 47, fig. 39, Atlantique et Méditerranée.
Cardium politum Spengler, 1799: 46, mer du Sud.
Laevicardium europeum Swainson, 1840, d'après Wood W., 1815: pl. 54, fig. 1.
Cardium oblongum Gmelin, 1791 – Nyst, 1843: 187, pl. 14, figs 3a-b, Pliocène de Belgique.
Cardium vitellinum Reeve, 1844: Sp. 37, pl. 7.
Cardium pennantii Reeve, 1844: Sp. 48, pl. 9, Exmouth, Devon.
Cardium decorticatum Wood S.V., 1850: 159: pl. 14, figs 1a-d, Crag (Pliocène Iles Brit.)
Cardium norvegicum var. rotunda Jeffreys, 1863: 294, Iles Brit. et régions voisines – BDD, 1892: 298.
Cardium norvegicum var. pallida Jeffreys, 1863: 294 – BDD, 1892: 298
Cardium norvegicum var. ponderosa et *var. marmorata* et *var. lineolata* BDD, 1892: 298.
Cardium norvegicum var. mediterranea BDD, 1892: 302, pl. 48, fig. 7-8 , Méditerranée. – Breistofer, 1962: 778, Roussillon.
Laevicardium norvegicum norvegicum [*sic*] *var. ponderosum* et *var. rotundum* et *var. pallidum* et *var. marmoratum* et *var. lineolatum* Nordsiek, 1969: 97.

Nota: Voir également la chrésonymie exhaustive et les figurations de Hylleberg, 2004.

Description. Coquille adulte généralement lourde et épaisse, de taille relativement grande, hauteur dépassant le plus souvent 40 ou 45 mm, et pouvant atteindre 70 mm ou plus; le plus souvent légèrement dissymétrique et oblique, parfois assez fortement, avec la moitié postérieure plus longue que l'antérieure, l'axe de la coquille étant non perpendiculaire à la charnière.
Forme arrondie, hauteur et largeur du même ordre de grandeur (rapport L/H moyen = 0,955); épaisseur variable mais en général assez faible (rapport E/L moyen = 0,655).
Costulation de la partie médiane très peu marquée, mais le plus souvent discernable par suite du léger amincissement du periostracum sur les côtes; sur les coquilles ayant séjourné à l'air ou sur les fossiles, les côtes apparaissent plus marquées.
Périostracum d'épaisseur variable, de couleur uniforme, en général foncé, brun-noir à olivâtre, quelquefois plus clair, beige à jaunâtre, peu visible dans la partie juvénile qui est toujours plus claire et tachée de roux. Coquille elle-même extérieurement de couleur claire, blanche, beige à jaunâtre. Intérieurement le plus souvent peu colorée, parfois rosée dans la cavité umbonale, qui peut cependant parfois être vivement colorée en rose-pourpre à orange.

Répartition géographique (Carte 2). Sur les côtes du plateau continental atlantique: mer du Nord (depuis le nord de la Norvège), Manche, mer Celtique, mer d'Iroise, Atlantique français, péninsule Ibérique (vers le sud, ne dépasse pas la région du détroit de Gibraltar). A partir du sud de la péninsule Ibérique, les formes deviennent plus petites, et plus claires; cependant, des formes grandes et lourdes de type Atlantique nord sont encore présentes sporadiquement en Méditerranée occidentale.

Répartition bathymétrique. La forme II se développe essentiellement dans la zone littorale et n'atteint que très rarement, semble-t-il, la zone circalittorale. Les arguments qui permettent de penser que cette forme n'est présente qu'en eaux peu profondes sont les suivants:
1) Les collections des musées renferment de nombreux lots comprenant souvent de nombreux individus, où aucune profondeur n'est indiquée, sans doute issus de récoltes de plage ou d'achats sur des marchés locaux.
2) Ces lots sont homogènes et ne renferment qu'exceptionnellement d'autres formes du complexe. Mes observations en plusieurs endroits des côtes atlantiques et de la Manche française, confirment que la forme II est la seule que l'on rencontre sur les rivages.
3) Lorsque la profondeur du prélèvement est indiquée, elle est toujours faible.
4) Dans la littérature les citations de la forme II (lorsque elle est identifiable à coup sûr en tant que telle) indiquent toujours de faibles profondeurs, 0 à 30m, exceptionnellement 40 m en certains endroits.
Cependant, des profondeurs plus importantes sont parfois citées, par exemple: 180 m (Locard 1899: 45; Nordsieck 1969: 97; Consolado Machedo et al., 1999: 415); 183m (Poppe & Goto 1993: 97) ou 190m (Malatesta 1974: 109) pour *L. norvegicum* ou *L. crassum*. Etant donné les confusions existantes et le fait que ces noms ont été donnés à trois ensembles de formes différents, ces indications ne peuvent pas être prises en considération pour la forme II *sensu stricto* adulte.
D'autres profondeurs dites parfois abyssales (*sic*) on été citées:
1) 2195 m, citée au moins 4 fois: Nordsiek 1969: 97; Parenzan 1974: 185; Durand 1974: 34; Gomez Rodriguez & Perez Sanchez 1998: 263); il s'agit du dragage 119 du "*Talisman*", 1883, situé immédiatement au SW des Açores, qui a recueilli une valve encrassée minuscule (H = 12 mm), conservée au MNHN, appartenant sans aucun doute au complexe, mais de toute évidence déplacée.
2) 1250 m, citée au moins une fois (Dautzenberg 1927: 303), prélèvement de la "*Princesse Alice II*" en 1902 (sta. 1349) effectué entre les deux proches pitons volcaniques des îles Açores: Pico et Sao Jorge. Il est évident qu'il s'agit ici aussi de spécimens déboulés (échantillon non observé).

Nota: Le taxon décrit et désigné ici par Groupe II et géneralement interprété par les auteurs comme spécifique sera interprété plus tard ici comme le taxon subspécifique *Laevicardium oblongum crassum* (Gmelin, 1791).

Figures 1-9
1-2. *Laevicardium oblongum crassum* (Gmelin, 1791) (forme II, Tableau 2, No 10) – Exmouth (Angleterre, Devon, Côte de la Manche); **3-4.** *Laevicardium oblongum oblongum* (Gmelin, 1791) (forme I, Tableau 1, No 23/1– Messine (Italie); **5-6.** *Laevicardium oblongum senegalense* (Dautzenberg, 1891) (forme IV, Tableau 4, No 32– Région de Dakar (Sénégal); **7.** *Laevicardium oblongum gibba* (Jeffreys, 1863) (forme III, Tableau 3, No 8) – Helford River (Angleterre, Cornouaille, Manche);
8-9. *Laevicardium oblongum castanea* n. subsp (forme V, Tableau 5, No 29/2) – Iles Canaries, holotype MNHN.

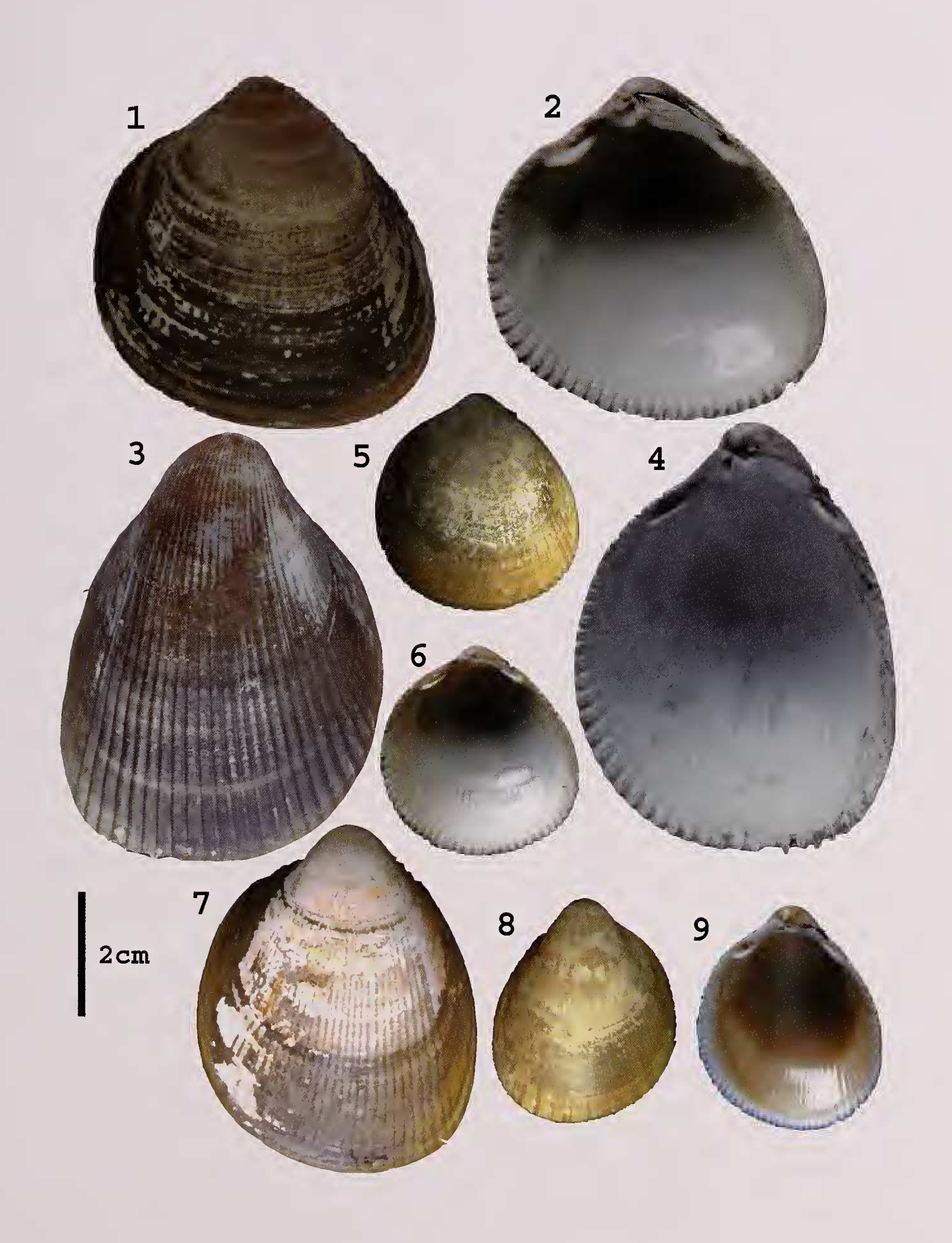

1
2
3
5
4
6
2cm
7
8
9

Tableau 2. Formes du groupe II. Spécimens mesurés

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
1. Norvège, Bergen Fjord	BM(NH)	73,0	76,3	74,0	1,05	0,62	52	
2. Norvège, Bergen	MNHN, Jousseaume, 1921	60,2	57,3	37,6	0,92	0,66	56	
3. Norvège, Gulmar Fjord	BM(NH), RMNH, 1961	52,6	47,5	(32,0)	0,90	0,67		
4. Suède, N de Göteborg,	NNM, Excursie, 1981	62,5 41,0	58,5 38,6	36,0 22,6	0,94 0,94	0,62 0,59		
5. Noord Zee, Diepe Gat	BM(NH), P. Smit, 1954	55,1	55,6	33,0	1,01	0,59	54	
6. N. Sea, Dogger Bank	BM(NH), van Willingen	58,0	56,1	29.9	0,97	0,53		
7. Côtes belges	IRSNB, de Cor	57,4	55,4	33,2	0,97	0,60		
8. Ecosse, Weymouth	MNHN, Lyel 1838	48,0	43,0	26,5	0,90	0,62	49	
9. Grande Bret., Man Is	BM(NH), van Julling, 1922	70,0 71,9	63,5 64,6	40,0 42,9	0,91 0,90	0,60 0,66	54 59	
10. Angleterre, Exmouth	MNHN, Staadt, 1969	59,0	57,0	40,9	0,97	0,72	55	Figs1-2
11. Angleterre, Helford Riv	BM(NH) 2000 0071/1-n	75,0	65,0	44,0	0,87	0,68	50	
12. Dieppe	MNHN, Jousseaume	44,8 45,2	41,5 39,8	23,5 23,7	0,93 0.88	0,54 0,60	53 49	
13. Boulogne	MNHN, Coll. Ancienne	52,0	45,3	28,5	0,87	0,63	52	
14. Le Val-André	MNHN, Coll. Ancienne	47,0	43,8	26,9	0,93	0,61	50	Figs 12-59
15. St Brieux	MNHN, Arnoul, 1927	50,8 46,3	47,3 44,4	28,0 25,7	0,93 0,96	0,59 0,58	 47	
16. Paimpol	MNHN, Bouchon Brandely, 1889	51,8 44,4	52,0 42,5	31,4 26,6	1,00 0,96	0,60 0,63	53 51	
17. Trébeurden	NNM, Wagner, 1986	57,2 50,0	53,7 44,6	34,6 28,2	0,94 0.89	0,64 0,63		Fig. 55
18. Binic	MNHN, Staadt, 1959	52,2 50,4	48,3 46,3	30,5 31,1	0,93 0,92	0,63 0,67	54 50	
19. Le Conquet, port	MNHN, Gofas, 1973	56,2	52,4	36,3	0,93	0,69	50	
20. Brest	MNHN, Société d'Océanographie	60,0 53,5	57,4 51,8	36,7 34,0	0,96 0,97	0,64 0,66	64 56	
21. Brest	MNHN, BDD, pl. 48, fig 3	28,0	26,6	14,2	0,95	0,53		Fig. 13
22. Concarneau	MNHN, Locard, 1892	52,3	51,4	33,0	0,98	0,64	54	
23. Lorient	MNHN, Locard, 1892	52,0 47,8	52,0 44,2	33,0 27,9	1,00 0,92	0,63 0,63	52 48	 Fig. 10
24. Plouharnel, plage des Sables blancs	MNHN, Vidal, 2000	71,5 67,4 65,5	67,0 65,4 64,2	47,6 47,6 48,5	0,94 0,97 0,98	0,71 0,73 0,76	51 51 50	
25. Carnac, dragages des ostréiculteurs, 5-9m	MNHN, Vidal, 2000	57,3 54,5 53,4 50,9 49,0	59,4 54,0 53,2 51,8 47,0	37,1 36,6 34,4 32,0 (30,8)	1,04 0,99 0,99 1,02 0,96	0,62 0,68 0,65 0,62 0,66	49 46 51 48 47	
26. Le Croisic	MNHN, BDD, pl. 48, fig. 4	61,0	65,0	42,0	1,07	0,65	55	
27. Le Croisic	MNHN, Staadt, 1969	69,0 56,0	66,8 58,8	(48,6) 35,7	0,97 1,05	0,73 0,61	49 52	
28. Le Pouliguen	MNHN, Col. Ancienne, 1876	62,0 61,0	57,1 62,0	43,3 42,9	0,92 1,01	0,76 0,69	56 52	
29. La Rochelle	MNHN, Musée Fleuriot, 1904	66,3 49,1	64,1 50,1	48,2 30,0	0,97 1,02	0,75 0,60	56 58	
30. Ile d' Oléron	MNHN, Denis, 1945	65,0 65,0	63,9 60,6	41,4 43,0	0,98 0,93	0,65 0,71	51 53	
31. Arcachon	MNHN, Locard, 1885	61,3 58,0	58,0 41,1	40,0 41,1	0,95 0,95	0,69 0,71	52 49	

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
32. Portugal, Setubal	MNHN, Gofas 1988	51,4	49,0	(32,2)	0,95	0,68	51	
33. Portugal, Algarve, baie de Sagres, 20-30m 36°59,8N-08°56,3W,	MNHN Mission Algarve, V 1988	37,8	36,0	23,8	0,95	0,67	58	
		37,7	35,0	22,4	0,93	0,64	51	
		34,0	32,8	22,8	0,96	0,70	46	
		33,4	32,0	20,7	0,96	0,65	46	
		33,0	33,0	22,2	1,00	0,67	46	
		33,0	31,0	20,7	0,94	0,67	51	
		31,8	30,7	20,2	0,97	0,66	51	
34. Portugal, Algarve, Chenal d' Olhao, 3-7m 37°00N-07°51W	MNHN, Mission Algarve VI, 1988	41,0	39,6	26,0	0,97	0,70	49	
		41,1	41,6	27,0	1,01	0,65	45	
		42,5	42,5	27,6	1,00	0,65	44	
		39,5	41,7	26,6	1,06	0,64	48	
		37,7	37,4	24,4	0,99	0,65	51	
35. Portugal,Algarve, Olhao, île de Barreta marée 36°58,3N-07°52,3W	MNHN, Mission Algarve VI, 1988	28,3	28,6	19,0	1,01	0,66	45	
36. Algarve, Quarteira, récolte plage	NNM	65,2	64,2	(41,4)	0,98	0,64		
		45,3	45,5	28,4	1,00	0,62		
37. Maroc, M'Dicq, filets des pêcheurs	MNHN, Gofas	46,3	41,2	(28,0)	0,89	0,68	54	
		38,3	34,6	(22,6)	0,90	0,65	51	
38. Espagne, Malaga, Fuengirola, plage	MNHN, Salas, 1983	43,8	41,9	28,3	0,96	0,68	49	
39. Espagne, Malaga, Benalmadena, 2-4m	MNHN, Gofas	48,0	46,8	32,5	0,97	0,69	44	
40. Espagne,Malaga, Fuengirola, pêcheurs	MNHN, Gofas	48,6	45,3	29,4	0,93	0,65	51	
41. Roussillon, La Franqui, plage	MNHN, von Cosel, 1987	54,6	49,1	(34,0)	0,90	0,87	51	Fig. 11
		51,3	48,0	39,1	0,94	0,66	48	
		50,5	47,6	31,3	0,94	0,66	52	
		47,0	44,2	(30,6)	0,94	0,69	48	
		47,0	41,4	30,0	0,88	0,72	49	
		46,1	43,0	30,0	0,93	0,70	46	
		44,0	38,5	28,0	0,88	0,73		
		39,0	38,7	24,0	0,99	0,62	46	
		28,5	29,0	(18,0)	1,02	0,62	46	
42- Roussillon	MNHN,BDD, pl.48, figs 7-8 var. *mediterranea*	44,0	37,5	24,7	0,85	0,66		
43 - Palavas (Hérault),	MNHN, Coll. ancienne	52,2	49,4	33,6	0,95	0,68	58	
44 -Cannes	MNHN, Coll. ancienne	46,6	43,2	26,3	0,93	0,60	56	
45 -Cannes	IRSNB, Coll. Générale	51,5	46,1	29,3	0,90	0,64		
46 - Ajaccio	MNHN, Jousseaume	45,0	41,0	25,7	0,91	0,63	52	

***Laevicardium* formes III**

Figs 7, 18-27, Tab.3, Carte 3.

Cardium sulcatum "british var." Sowerby, 1841: 5, No 64, Plymouth (Devon).
Cardium oblongum Gmelin – Brown, 1844: 88, pl. 35, figs 16-17, côte de Bray (Irlande) et St Andrew (Ecosse). – Reeve,1845: Sp. 71, pl. 15, Devonshire, dragué dans la vase à environ 20 fathoms – Tryon , 1872, Devonshire, England.
Cardium norvegicum var. gibba Jeffreys, 1863: 294, Exmouth (Devon), Swansea (Bristol channel, Wales), Milford Haven (Pointe SW du Wales), Bantry Bay (Pointe SW de l'Irlande) – BDD, 1892: 298, pl. 48, fig. 5, parages du Croisic, 125m. environ – Byne, 1893 et 1896: 163, baie de Teignmouth (Devon) entre 9 et 12 fms. – Locard, 1896a, " *Caudan*, 1896 " sta.17 et 18, 180 m, golfe de Gascogne.
Cardium oblongum junior Hidalgo, 1867: 38, côtes espagnoles Méditerranée et Atlantique.

Cardium norvegicum var. Monterosato, 1872: 10, N de l'Angleterre, de l'Ecosse et des Iles Shetland.
Cardium (*Laevicardium*) *oblongum* Gmelin – Dautzenberg, 1891b: 611, "*Hirondelle*" sta. 46, 155m, au large de la Vendée. – Dautzenberg, 1927: 302, id°.
Cardium suboblongum Locard MS, 1892: 307, de l'Océan (écrit à la main sur l'ouvrage au MNHN).
Laevicardium norvegicum var. gibba Jeffreys – Tregelles, 1896, Hayle (Cornwall). – Marshall, 1897: 359, Weimouth (Devonshire) et Herm et Guernsey (îles anglo-normandes).
Cardium oblongum var. minor Locard, 1896b, "*Caudan*", Golfe de Gascogne.
Laevicardium crassum Gmelin – Cadée, 1968: pl. 4, figs 11-11a, ria de Arosa (Galicia), 30-85m.
Laevicardium oblongum gibbum Nordsiek, 1969: 97.
Laevicardium oblongum Gmelin – Hernandez Otero & Jimenez Millan, 1971: 87, ria de Arosa (Galicia). – Rolan & Etero-Smith, 1996: 231, fig. 1, Galicia (NW Espagne), infralittoral -- Consolado Machedo et al., 1999: 415 et fig. *pro parte,* côtes du Portugal et Atlantique espagnol.

Description. La forme III adulte ressemble à la forme I, mais est plus petite (35 à 67 mm de hauteur), un peu moins dissymétrique et à marges arrondies (marge arrière rarement rectifiée); un peu moins allongée (moyenne L/H = 0,854 contre 0,818 chez la forme I); épaisseur assez forte pour le complexe (E/L moyen = 0,702), mais nettement inférieure à celle de la forme I (0,808).
Costulation adoucie, par rapport à celle de la forme I, quelquefois peu perceptible dans la zone médio-antérieure.
Couleurs extérieures variables, en général foncées , avec un périostracum épais, comme les formes I et II ou claires avec quelque fois les côtes elles-mêmes plus foncées, comme chez certains spécimens de la forme IV (voir plus loin). A l'intérieur, tendance plus marquée à l'apparition de brun, quelquefois en zones concentriques, parfois nombreuses (jusqu'à 5 ou 6) (Fig. 19).

Répartition géographique (Carte 3). La forme III est essentiellement atlantique et a été rencontrée, outre au nord de l'Ecosse (?), dans le sud de l'Irlande, le sud du Pays de Galles, la mer Celtique, la mer d'Iroise et l'ouest de la Manche, la façade atlantique française, le nord-ouest de la péninsule Ibérique.
Les collections du BM(NH) de Londres renferment de nombreux lots de cette forme provenant essentiellement des rias fluviatiles du sud-ouest de l'Angleterre (Cornwall, Devon, Dorset) et du sud de l'Irlande. Le MNHN de Paris conserve de nombreux lots issus de prélèvements dans la mer Celtique, la mer d'Iroise et au large de la Bretagne. L'IRSNB de Bruxelles possède plusieurs lots du golfe de Gascogne dans la collection Dautzenberg.
Dans la littérature, les auteurs britanniques confirment et complètent les localités précédemment citées: Sowerby, 1841, Plymouth (Devon) – Brown, 1844, Coast of Bray (Ireland) & St Andrew (Scotland) - Reeve, 1845, Coast of Devonshire – Jeffrey,1863, Exmouth (Devon), Swansea (Bristol Channel, Wales), Milford Haven (Pointe SW du Wales), Bantry Bay (Pointe SW de l'Irlande) – Tryon, 1872, Devonshire. – Byne, 1893 et 1896, Teignmouth (Devon) – Chaster & Heathcote, 1894, Oban (Ecosse) – Tregelles, 1896, Hayle (Cornwall) – Marshall, 1897, Herm et Guernsey (îles Anglo-Normandes), Weimouth (Dorset) – Nichols, 1900, Bantry Bay – Vaugham, 1905, Milford Haven – Ajoutons que Forbes et Hanley, 1850, ont certainement rencontré ces formes, qu'ils n'ont pas séparées de la forme II; ils citent en effet (p. 37), justement de Bantry Bay (localité où la présence de la forme III est signalée par plusieurs auteurs), des formes dont les caractères morphométriques sont incompatibles avec ceux de la forme II (L/H = 0,83 et même 0,75) ce qui les rapprocherait, ainsi que leurs dimensions, plutôt de la forme I. Celle-ci pourrait donc, peut-être, être présente également dans les eaux britanniques.Toujours dans les Iles Britanniques, Monterosato (1872: 10) fait mention de spécimens (attribuables sans aucun doute à la forme III) qu'il a observés dans les collections du BM(NH), provenant, écrit-il: " des localités les plus septentrionales de l'Angleterre, de l'Ecosse et des îles Shetland ". Je n'ai pas vu ces lots dans les collections du BM(NH).

Répartition bathymétrique. Aucune donnée ne permet de penser que la forme III adulte fréquente les zones littorales peu profondes; aucun échantillon de plage caractérisé n'a été trouvé; au contraire toutes les données de profondeur disponibles indiquent des zones infra à circalittorales.
Dans les récoltes britanniques (lots du BM(NH) et littérature) la profondeur de récolte est exceptionnellement indiquée; les seules indications disponibles sont celle de Reeve 1844: env. 20 fms (=36,6m) et de Byne, 1896: 9 à 12 fms (16,5 à 22m). On peut cependant penser que l'abondance des lots provenant des rias (jamais malheureusement avec indication d'endroit précis), implique une certaine profondeur. Les prélèvements et collections français et belges sont par contre mieux renseignés pour ce qui concerne les profondeurs de récolte. Tous les échantillons disponibles au MNHN et à l'IRSNB portent bien des profondeurs infra à circalittorales. Dans la littérature, la forme III est citée dans le golfe de Gascogne à 180 m, et les échantillons de dragage dans cette région de la collection Dautzenberg à Bruxelles mentionnent tous des profondeurs de 155m et de 40 à 60 brasses (65 à 97,5m).
Des formes proches de la forme III (mais attribuables plutôt à la forme V) sont également présentes, d'après la littérature ibérique et les dragages du NNM, en Galicia (NW de la péninsule ibérique) dans les rias de la côte granitique entre 30 et 85 m.

Nota: Le taxon décrit et désigné ici par Groupe III et géneralement interprété par les auteurs comme subspécifique sera interprété plus tard ici comme le taxon subspécifique *Laevicardium oblongum gibba* (Jeffreys, 1863).

Tableau 3. Formes du groupe III. Spécimens mesurés

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE -NOMBRE DE CÔTES						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
1. Iles Britanniques	MNHN, Staadt 1969	58,8	49,5	36,3	0,84	0,73	55	
2. Tenby (Wales)	BM(NH) 2000 0067/1-2, Coll. Cooper	54,0 42,0	46,6 37,4	31,6 23,7	0,86 0,89	0,68 0,63	55 53	
3. Angleterre, Plymouth	Reeve, BM(NH) 2000 0068/1-3, Sp 71, Cuming	57,3 55,5 53,0	47,0 43,6 42,4	34,0 34,2 31,6	0,82 0,80 0,80	0,72 0,78 0,75	56 53 54	Fig. 23 Fig. 22
4. Angleterre, Falmouth or Helford River	BM(NH) 1966-5/1-2, Fowler	57,0 58,5	48,5 48,8	35,0 35,5	0,85 0,83	0,72 0,76	53 51	Fig. 24 Figs 20-21
5. Angleterre, Scilly ls	BM(NH) 2000 0065/1,	51,0	44,4	30,9	0,87	0,70	52	
6. Angleterre, Helford River	BM(NH) 2000 0073/1/2, Coll. Fowler	67,8 55,0	55,5 44,4	39,5 34,4	0,82 0,81	0,71 0,77	52 55	
7. Angleterre, Falmouth	BM(NH) 43494 à 97, Coll. Norman	51,5 42,0 49,6	41,7 36,1 42,5	33,2 24,1 29,2	0,81 0,86 0,86	0,80 0,67 0,69	56 50 52	
8. Angleterre, Helford River	BM(NH), 2000 00 71/1	58,3	47,8	36,2	0,82	0,76	57	Figs 7-19
9. Angleterre, Falmouth	BM(NH), 20000063 Cooks	43,3	38,1	24,5	0,88	0,64	62	
10. Irlande, "*Pourquoi pas ?* 1912", stn 1, 50°23N-11°03W, 20m	MNHN	54,1 51,7 49,9	43,8 43,5 41,8	(34,0) (30,0) (30,0)	0,81 0,84 0,84	0,78 0,70 0,72	55 57	
11. Mer Celtique, " *Thalassa* 1983", stn J 615, 49°09,3N-5°28,4W, 105m	MNHN	55,2 45,7 42,3	46,0 40,8 36,8	(34,6) (28,0) (24,2)	0,83 0,89 0,87	0,75 0,69 0,66	64 67 55	
12. Mer Celtique id°, stn J 616 49°15,0N-5°19,8W,100m	MNHN	44,6	36,4	(27,6)	0,82	0,76	59	
13. MerCeltique "*Charcot* 1968", stn 7,47°48N7°10W, 158m	MNHN	36,1	30,5	20,2	0,84	0,66	62	
14. Mer Celtique, "*Procelt* 1984", stn K192 51°13,5N-008°52,5W, 100-104m	MNHN	45,1 46,5 33,0	36,5 40,0 29,5	(25,6) (26,0) (18,2)	0,81 0,86 0,89	0,70 0,65 0,62	56 56 60	
15. MerCeltique,"*Thalassa*1983" stn J 518, 49°32N-05°28W, 97m 16. J527,49°26N-05°47W,105m 17. J561,49°09N-08°45W, 146m 18. J673,49°09N-05°46W,108m	MNHN	 40,4 42,7 40,0 40,5	 36,4 37,7 34,9 35,7	 (22,2) (26,2) (23,0) (26,0)	 0,90 0,88 0,87 0, 88	 0,61 0,69 0,66 0,73	 53 53 58 58	
19. Le Conquet (Finistère)	MNHN,Gofas,1973-75	55,8	33,6	45,6	0,82	0,74	60	Fig. 18
20. Baie de Quiberon, près phare Teignouse (déplacé ?)	MNHN, Dragage Vidal, 1988	35,0	29,0	(22,0)	0,83	0,76	52	
21. Belle-Ile	MNHN, Locard, 1892	49,1 32,6	44,0 29,4	31,4 21,0	0,90 0,90	0,71 0,71	62 50	
22. Le Croisic, 125m	MNHN, BDD, pl. 48, fig. 5	55,0	42,1	36,2	0,77	0,86	55	Fig. 25
23. Le Croisic, 125m	MNHN, Locard, 1892	46,7 37,3 37,0	41,7 32,7 32,0	29,3 23,2 23,0	0,89 0,88 0,86	0,70 0,71 0,72	57 51 48	
24. Parages du Croisic, dragages Nicollon, 1897	IRSNB, Dautzenberg	51,6 54,3	42,8 44,6	35,0 38,6	0,83 0,82	0,82 0,87	 62	 Fig. 26
25. Ile d'Yeu	MNHN, Vidal, ex. anc	41,7	37,0	26,3	0,89	0,71		

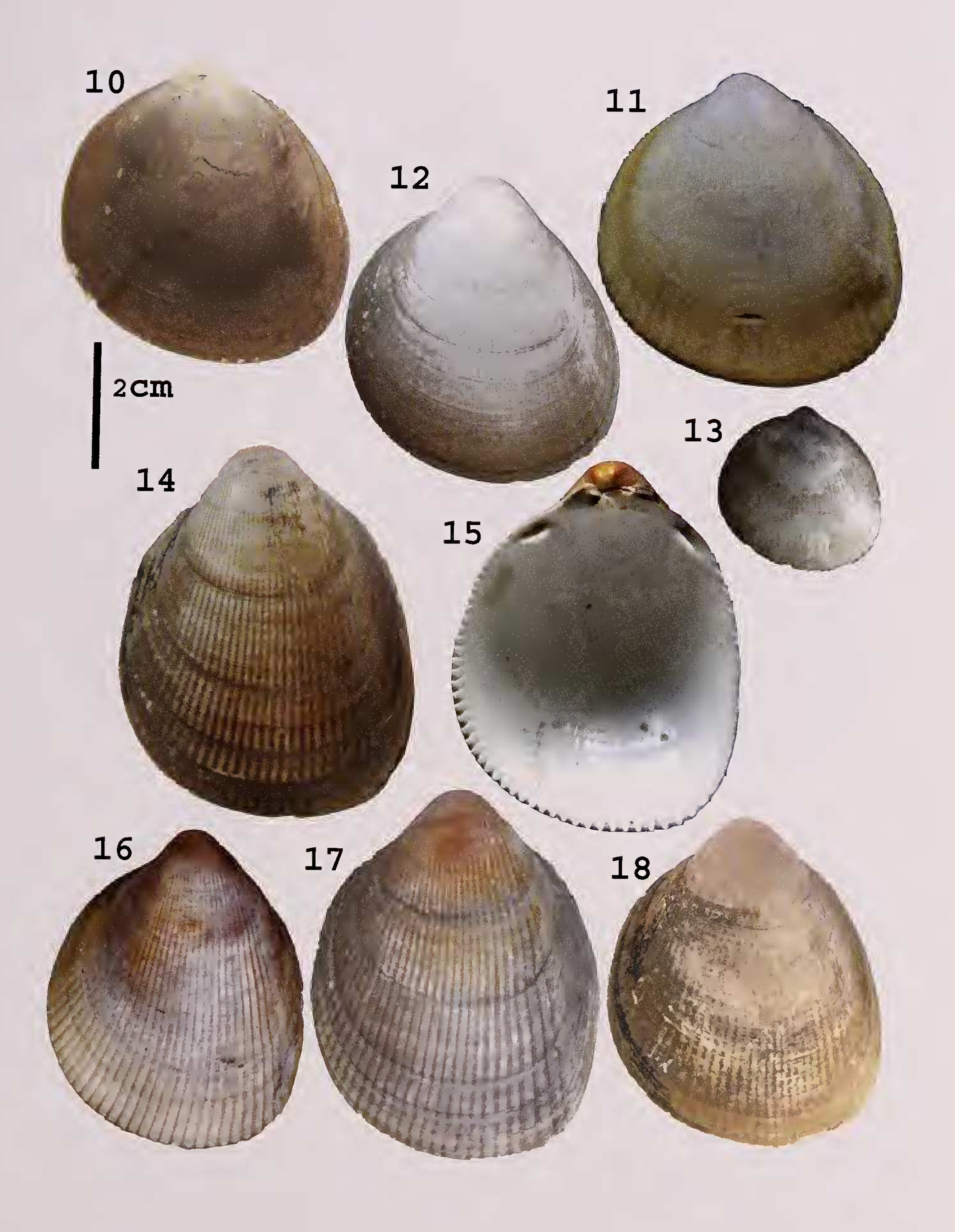
Laevicardium formes IV
Figs. 5-6, 28-39, Tab. 4, Carte 4

Le movin Adanson, 1757: 246, pl. 18, fig. 4, Sénégal.
Cardium norvegicum Spengler –Hidalgo, 1870: 150, fig. 2, côtes espagnoles de Mediterranée.
Cardium (*Laevicardium*) *norvegicum var. senegalensis* Dautzenberg, 1891a: 59, " *Melita* ", région de Dakar – Locard & Caziot, 1900: 238, 60-70m, Corse.
Cardium (*Laevicardium*) *norvegicum var. mediterranea* BDD, 1892: 298, pl. 48 (*pro parte).*
Cardium norvegicum var. fragilis Sacco, 1899: pl. 11, fig. 41
Laevicardium norvegicum Spengler – Delamotte et al., 1994: 177, fig. 2, Grèce.
Laevicardium norvegicum gibbum Coen, 1937: 114, Méditerranée. – Nordsiek, 1969: 97, Mediterranée.
Laevicardium norvegicum var. gibba Jeffreys – Nicklès, 1950: 96, Ouest africain – Paulus, 1949: 19, Quaternaire du Sénégal.
Laevicardium crassum mediterraneum Barsotti & Frilli, 1969: 26.
Laevicardium norvegicum mediterraneum Nordsiek, 1969, Atlantique, Méditerranée – Parenzan, 1974: 185, Atlantique et Méditerranée – Biaggi & Corselli, 1978: 19, golfe de Baratti, côte toscane.
Laevicardium crassum Gmelin – Cossignani et al. , 1992: 35, fig. 329, Adriatique centrale – Consolado Machedo et al., 1999: 415 et figs (*pro parte*) – Von Cosel MS, Ouest Africain.

Description. Coquille adulte de taille petite à moyenne (hauteur variant entre 20 et 40mm, rarement plus); légère et peu épaisse, mais solide; symétrie variable mais le plus souvent forme presque symétrique et jamais fortement dissymétrique et oblique (marge arrière légèrement abaissée, parfois un peu rectifiée); peu allongée (L/H moyen = 0,923); peu épaisse (E/L moyen = 0,684); malgré le faible rapport E/L, les coquilles paraissent plus épaisses que celles de la forme II, de rapport comparable 0,655, car le profil est différent, plus globuleux, avec des zones marginales moins progressives et plus abruptes.
Coquille lisse ou à costulation extrêmement peu marquée: sur certaines coquilles, dans la partie adulte, les très faibles côtes sont de couleur plus foncée que les interstices, ce qui donne l'illusion que la costulation est beaucoup plus marquée qu'elle n'est (Fig. 36). Je pense que c'est pour cette raison que certains auteurs ont interprété ces coquilles comme appartenant à la forme III (mais cette dernière est plus réellement costulée, et surtout plus allongée).
Périostracum peu épais, gris à brun clair, rarement foncé, terne ou brillant; couleur de la coquille toujours claire, blanche, beige, jaunâtre, souvent chamarrée de taches plus foncées, en général plus ou moins longitudinalement allongées, principalement sur les côtes.

Répartition géographique (Carte 4). Deux aires de répartition:
1) Méditerranée: La forme adulte y est certainement relativement rare; les collections du MNHN et du BM(NH) ne renferment que peu de lots (8 lots seulement au MNHN, tous anciens, encore moins dans les autres collections visitées). Les auteurs qui décrivent la forme en Méditerranée la signalent également comme peu commune.
Dans la littérature, cette forme est signalée et décrite (sans ambigüité) en Grèce (Delamotte et al., 1994), en Israël (Barash et Danin, 1992), sur les côtes toscanes en Italie (plusieurs auteurs, voir plus loin) et en Adriatique centrale (Cossignani et al., 1992).
2) Afrique occidentale (au sud du tropique) et équatoriale jusqu'en Angola. Les collections du MNHN et du NNM renferment de nombreux lots de ces régions, en particulier dans les latitudes du Sénégal et des îles du Cap Vert. La littérature, par contre est relativement pauvre.
A peu de choses près, les formes entre les deux domaines précédents sont identiques, mais il semble que la forme IV typique n'ait pas été rencontrée dans la zone intermédiaire.
Sur la côte atlantique africaine, au nord du tropique, les rares prélèvements effectués ont collecté des formes un peu différentes, très rondes et très brillantes, moins typiques (Figs 30-31). Malgré les affirmations de nombreux auteurs, à la suite de MacAndrew (1857) qui dit avoir trouvé *Cardium norvegicum* à Madère et aux Canaries, il me paraît que la présence de formes non allongées adultes du complexe n'est pas prouvée dans ces deux zones. Tous les lots présents au MNHN et au NNM renferment seulement des formes allongées du groupe V.

Figures 10-18
10-13. *L. oblongum crassum.* **10.** Tableau 2, No 23/2 – Lorient (Bretagne, France); **11.** Tableau 2, No 41/1 – La Franqui (Roussillon, Méditerranée, France); **12.** Tableau 2, No 14 – Le Val André (Côtes du Nord, Bretagne, France); **13.** Tableau 2, No 21 – Brest (Bretagne, France).
14-17. *L. oblongum oblongum.* **14-15.** Tableau 1, No 10/2 – Roussillon (Méditerranée, France); **16.** Tableau 1, No 25/1 – Adriatique, sans précisions; **17.** Tableau 1, No 25/2 – Adriatique, sans précisions.
18. *L. oblongum gibba* (Tableau 3, No 19) – Le Conquet (Finistère, France).


10
11
12
2cm
13
14
15
16
17
18

Répartition bathymétrique.

1) Méditerranée: Dans les collections du MNHN et du BM(NH), les rares lots de cette forme, tous anciens, ne sont pas renseignés sur la profondeur. Cependant, ils sont pour beaucoup constitués de coquilles complètes, en bon état, dont on peut penser, qu'étant donné par ailleurs leur relative fragilité, elles ont été recueillies par dragage ou chalutage, et ne proviennent donc pas des zones littorales les plus hautes où leur conservation aurait été beaucoup moins bonne.
Dans la littérature, je n'ai trouvé que peu d'études qui indiquent, pour cette forme particulière adulte, identifiable sans ambigüité, des profondeurs non sujettes à caution. La forme IV, sur la côte toscane d'Italie, serait circalittorale et vivrait entre 50 et 100 m (Barsotti & Frilli 1969: 26). Biaggi & Corselli (1978:19) indiquent: " Une telle espèce est commune dans les eaux toscanes dans les chalutages des bateaux de pêche au dessous de 50m (fonds détritiques vaseux).....et est presque toujours précédée, à profondeur inférieure, par son congénère *Laevicardium oblongum* [forme I] (fonds détritiques) ". Terreni (1981: 76) donne, dans cette même région, une indication équivalente sur l'habitat des deux formes: " *L. crassum* [forme IV], habitat: sur fonds vaseux du plateau circalittoral; *L. oblongum* [forme I], habitat: sur fonds sableux du plateau infra-circalittoral ". Mis à part ces données dans la région toscane (et les indications de Perès & Picard, 1964), je n'ai pu trouver d'indications précises et dignes de foi sur les différences de biotopes entre les deux formes.
L'étude de Barash et Danin (1992) sur la côte d'Israël indique pour cette forme (1992: 273): " Infralittoral zone. Dredged (live), 31-53m depth, sandy mud...... "
2) Afrique occidentale et équatoriale: D'après les nombreux lots examinés, la forme IV adulte y occupe une zone bathymétrique plus large: depuis les faibles profondeurs eulittorales, jusqu'aux zones infralittorales (50 à 60 m).

Nota: Le taxon décrit et désigné ici par Groupe IV et généralement interprété par les auteurs comme subspécifique sera interprété plus tard ici comme le taxon subspécifique *Laevicardium oblongum senegalense* (Dautzenberg, 1791).

Figures 19-27.

L. oblongum gibba

19. Tableau 3, No 8 – Helford River (Angleterre, Cornouaille, Manche); **20-21.** Tableau 3, No 4/2– Falmouth ou Helford River (Angleterre, Cornouaille, Manche); **22.** Tableau 3, No 3/2 – Plymouth (Angleterre, Devon, Manche); **23.** Tableau 3, No 3/1– Plymouth (Angleterre, Devon, Manche), lectotype désigné de *Laevicardium oblongum gibba* (Jeffreys). **24.** Tableau 3, No 4/1 – Falmouth ou Helford River (Angleterre, Cornouaille, Manche); **25.** Tableau 3, No 22 – Le Croisic (Loire-Atlantique, France); **26.** Tableau 3, No 24/2 – Le Croisic (Loire-Atlantique, France); **27.** Arcachon (Gironde, France).

NOVAPEX 6 (HS 3): 1-42, 10 juin 2005

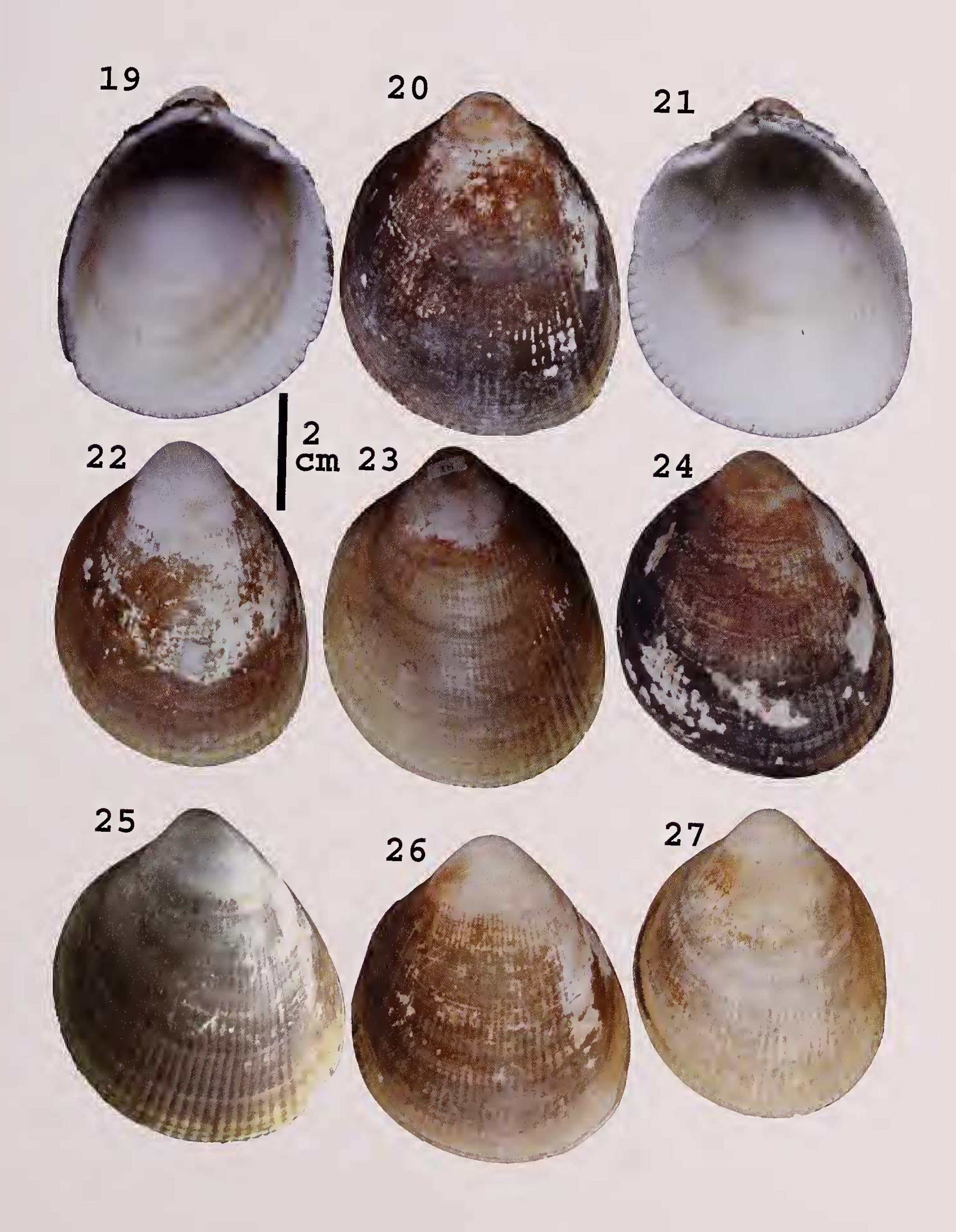


Tableau 4. Formes du groupe IV. Spécimens mesurés

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
1. Marseille	MNHN, de Gréaux, 1873	22,0 19,4	20,9 18,7	12,7 11,3	0,95 0,96	0,61 0,60		
2. La Napoule	MNHN, Soyer, 1969	21,2 19,3	19,4 18,6	(12,8) 11,2	0,92 0,96	0,66 0,60		
3. Saint Raphaël	MNHN, Locard	35,2	33,1	22,6	0,94	0,68	56	
4. Corse	MNHN,Payraudeau	24,3	14,0	22,0	0,91	0,64		
5. Saint Florent (Corse)	MNHN, Locard	32,5	28,6	19,1	0,88	0,67	56	Figs 28-29
6. Italie, Baie de Naples	MNHN, Coll. Anc.	35,6	31,8	21,2	0,89	0,67	50	
7. Italie, Baie de Naples	BM(NH) 2000 0062	21,7	20,3	12,4	0,94	0,61		
8. Italie, Baie de Naples	BM(NH) 2000 0064	22,5	20,2	13,0	0,90	0,64		
9. Italie, Messine	MNHN, Benoist, 1836	23,8 22,0	21,3 19,0	14,4 12,7	0,89 0,86	0,68 0,67		
10. Italie, Palerme	MNHN, Petit, 1873	23,4	22,0	13,5	0,94	0,61		
11. Algérie, Bône	MNHN, Chevreuse, 1905	26,6 22,2	23,6 20,1	15,0 12,1	0,91 0,91	0,64 0,60		
12. Maroc, Essaouira, marché	MNHN, Gofas	43,0	42,6	27,6	0,99	0,65	46	
13. Rio de Oro, 40-60m	MNHN, Vidal ex Hobbs, 2000	31,6 33,5	31,3 31,5	21,8 19,5	0,99 0,94	0,70 0,62	55 56	Figs 30-31 Figs 32-33
14. Mauritanie, cap Blanc	MNHN, Mission Port Etienne, 1965	25,0	29,0	(18,0)	1,02	0,62	49	
15. Mauritanie, cap Blanc 20°20'N-16°22'W, 10 m	MNHM, Mission Port Etienne, 1965	21,5	22,5	(12,8)	1,05	0,57		
16. "*Mauritania* II 1988", 29m banc d'Arguin, 20°31'N-17°09'W	NNM	36,5 25,0	34,4 25,0	(26,0) (14,0)	0,94 1,00	0,76 0,56		
17. "*Mauritania* II 1988", 32m Tyro, banc d'Arguin 20°27'N-17°15'W	NNM	39,1 32,6 32,5	37,5 32,0 32,2	(24,4) (21,0) 21,7	0,96 0,98 0,99	0,65 0,66 0,67		
18. Cap Vert, Sao Tiago, 40-45m, stn 23, 15°16,5N-23°47,5W	MNHM "*Calypso* 1959"	33,8	30,5	(21,2)	0,90	0,69	54	
19. Cap Vert, Canal de St Vincent stn 107, 70m	MNHN "*Talisman* 1883 "	36,4 29,4	33,8 28,4	(21,6) (18,2)	0,93 0,97	0,64 0,64	53 49	
20. Cape Verde Islands	BM(NH) 1905713 61 62	37,5	34,0	23,0	0,91	0,68	48	
21. Cap Vert, Ile Sal	MNHN, 1979	29,6 22,0 23,5 21,8	27,0 20,5 21,9 19,5	(18,0) (15,2) (16,0) (14,2)	0,91 0,93 0,93 0,89	0,67 0,74 0,73 0,73	49	
22. Cape Verde, 40m stn 7033, 14°58N-24°39W	NNM, "*Cancap* VII 1986",	31,9 30,4	29,3 28.5	20,3 18.8	0,92 0,94	0,69 0,66		Figs 34-35
23. CapeVerde "*Cancap* VI 1982 " 15°55'N-23°06'W	NNM,stn 6059,50m Stn 6071, 110m	26,4 20,5	24,2 19,2	(16,0) (13,6)	0,92 0,94	0,66 0,71		
24. Sénégal, M'Bour (S de Dakar), 20-30m	MNHN Leg Mr Pin 1987	38,3 36,6 34,0 34,0	36,3 32,6 33,5 32,7	24,6 23,8 21,5 22,7	0,95 0,89 0,99 0,96	0,68 0,73 0,64 0,69	54 54 51 55	 Figs 36-37
25. Sénégal, cap des Biches	MNHN, Hugot, 1975	41,0 40,0 38,7	38,1 36,8 37,2	(28,0) (28,4) (27,0)	0,93 0,92 0,96	0,73 0,77 0,73	56 52 56	
26. Dakar	MNHN fig. 10 BDD fig. 11 Pl. 48 fig. 12	20,0 23,3 22,2	20,0 23,1 22,1	11,0 13,8 12,5	1,00 0,99 1,00	0,55 0,60 0,57		 Lectotype
27. Port de Dakar	MNHN, Mauny	37,5	34,7	(25,2)	0,93	0,73	46	

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
28. Sénégal, IFAN, Gorée Yarh	MNHN, Cadenat	40,2	38,2	25,7	0,95	0,67	50	
		31,0	30,0	20,4	0,97	0,68	49	
29. Sénégal, Ile de Gorée	MNHN	30,5	29,2	18,8	0,96	0,64	51	
		29,2	28,3	19,2	0,97	0,68	49	
30. Senegal, Gorée Is	BM(NH) 1885 2 23291	33,7	32,4	21,6	0,96	0,67	52	
3. Sénégal, baie de Gorée, 5-20m	MNHN, Leung-Tack 1983	32,1	30,7	(19,6)	0,96	0,64	51	
		30,7	28,8	(20,0)	0,94	0,69	51	
		30,0	28,8	(18,2)	0,96	0,63	50	
		30,8	28,4	(19,6)	0,92	0,69	52	
32. Près de Dakar "*HenriGomis*" 14°22N-17°09,3W, 25m	MNHN, Marchad	37,3	35,0	(20,0)	0,94	0,69	54	Figs 5-6
33. Sénégal	MNHN, Vidal, *ex* coll. Michard , 1981	28,6	27,7	18,3	0,97	0,66	50	
		29,5	27,5	18,3	0,93	0,67	49	
		27,6	25,8	17,0	0,93	0,66	47	
34. Sénégal, "*Louis Saugé*, 1988",	MNHN, von Cosel							
Abéné, 13°05,6N-17°02,4W, 19m		36,5	34,3	(22,0)	0,94	0,65	52	
		33,2	30,7	(21,0)	0,92	0,68	47	
		35,7	32,9	(23,0)	0,92	0,70	53	
		37,0	33,0	25,3	0,89	0,77	48	
35. Abéné, 13°02,3N-17°08,5W,		36,5	33,9	25,6	0,93	0,76	48	
27m		32,6	29,5	23,5	0,90	0,80	53	
		32,5	31,7	(24,4)	0,90	0,77	52	
36. Kafountine, 12°56,9N-		35,0	31,8	(23,2)	0,91	0,73	51	
17°06,8W, 22m		36,1	32,6	(22,8)	0,90	0,63	53	
37. 12°49,0N-17°31,7W, 48-50m		31,0	27,8	(21,4)	0,90	0,77	57	
38. Kafountine, 12°46,6N-		29,7	27,4	(20,0)	0,92	0,73	50	
17°19,0W, 32m		29,3	27,4	(18,4)	0,94	0,68	46	
39. Kafountine, 12°57,5N-		27,5	25,4	(16,8)	0,92	0,66	48	
17°16,8W, 35m		28,5	26,5	(18,4)	0,93	0,69	53	
40. Diembering, 12°29,6N- 17°24,		27,5	24,6	(17,0)	0,89	0,69	55	
3W, 35m		26,0	23,4	(16,4)	0,90	0,70	52	
41. NW Conakri "*Calypso* 1956" sta. 6, 10°19'N-16°33'W, 60-73 m	MNHN	28,7	27,2	18,1	0,95	0,60	53	
42. S Conakri " *Calypso* 1956 " sta. 9, 9°36'N-13°54'W, 55-59m	MNHN	35, 5	30,8	(22,0)	0,88	0,71	60	
		33,1	29,4	(21,0)	0,89	0,71	52	
		32,6	30,0	(20,0)	0,92	0,66	55	
		32,5	28,5	(18,6)	0,88	0,65	57	
43. Région d'Abidjan	MNHN, Marche-Marchad	36,3	32,4	24,2	0,89	0,75	54	Figs 38-39
44. Angola, Moçamedes, Lucira Baie, 10-20m	MNHN, Gofas	25,0	22,4	(15,6)	0,90	0,70	48	
45. Angola, Luanda, Palmerinhas	MNHN, Gofas	20,0	18,5	(12,0)	0,93	0,65		
		19,2	18,4	(12,0)	0,96	0,65		

Laevicardium formes V

Figs 8-9, 40-47, 53-54, 57-58, Tab. 5, Carte 5

Cardium oblongum Gmelin – Locard, 1898: 267, " *Travailleur*, 1882 ", sta. 52, 100m, près de Madeira. – Fischer-Piette, 1977: 18, spécimens précédents, et spécimens dragués région de Dakar en profondeur. – Rolan Mosquera, Otero Schmitt & Rolan Alvarez, 1989: 151, ria de Vigo (Galicia, Espagne). – Consolado Macedo, 1996: 146 et fig., ria de Faro (Algarve, Portugal) et côtes atlantiques d' Espagne et du Portugal.

Description. Coquille adulte petite à moyenne (hauteur variant de 20 ou 25 mm à 45mm, rarement plus); le plus souvent légèrement dissymétrique et oblique; allongée, parfois fortement (L/H moyen = 0,839); assez épaisse (E/L moyen = 0,742); coquille lisse ou à costulation très faible, à peine visible. Périostracum en général foncé, brillant, couleur uniforme gris-brun, plus clair sur la partie juvénile.

Couleur intérieure blanche à brun-châtaigne, s'étendant plus ou moins loin dans la cavité umbonale, parfois zonée.

Répartition géographique (voir Carte 5). D'après les collections du MNHN et du NNM, les formes V adultes ont été rencontrées dans deux régions: 1)- En Méditerranée occidentale. 2)- Dans l'Atlantique, depuis la côte espagnole de Galicia (surtout formes intermédiaires avec la forme III), jusqu'à la région de Dakar, avec les îles Madère et Canaries. Dans les îles du Cap Vert, je n'ai rencontré pratiquement que des formes intermédiaires IV-V ou III-V ainsi que d'inhabituelles formes très allongées, lisses, mais très claires à blanches extérieurement et intérieurement (Figs 57-58).

Dans la littérature, les formes V ont, le plus souvent, été dénommées *oblongum:* Locard, 1898, dans les dragages No 2, No 5 et No 52 du " *Talisman* "; Fischer-Piette 1977 pour ces mêmes formes, plus les lots dragués au large de Dakar; Rolan Mosquera & *al* 1989: 151, de la ria de Vigo (Galicia); Consolado Machedo 1996: 146, de la ria de Faro (Algarve); Rolan & Etero-Smith 1996: 231, des rias de Vigo et de Pontevedra (Galicia); Consolado Machedo et al., 1999: 415, du Portugal, sans précisions.

Répartition bathymétrique. Toutes les données précises de profondeur pour cette forme indiquent des valeurs nettement circalittorales de 83m à 200 ou 300m, sauf en Algarve où des valeurs de 25 et même de 6m ont été données.

Nota: Le taxon décrit et désigné ici par Groupe V n'a pas été considéré comme un groupe particulier dans la littérature, et n'a pas été dénommée par un nom particulier. Les quelques auteurs qui mentionnent cette forme (voir ci-dessus) la dénomment *Laevicardium oblongum*; ce groupe sera interprété plus tard ici comme le taxon subspécifique *Laevicardium oblongum castanea* n. subsp.

Tableau 5. Formes du groupe V. Spécimens mesurés

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	L	E	L/H	E/L	N	Figures
1. Espagne, Galicia, ria de Arosa, à 450m de Rua, 52m	NNM, Leiden , 1962, University Dredging	55,2 45,0 41,0 30,3	47,5 38,5 35,3 27,6	(35,2) (30,8) (27,0) (19,6)	0,86 0,86 0.86 0,91	0,74 0,80 0,76 0,71		
2. Espagne, ria de Arosa, N de isla Jidoiro, 42m	NNM, Leiden , 1962, University Dredging	65,0	53,0	42,8	0.82	0.81		Figs 53-54
3. Espagne, ria de Arosa, à 0,7km de Los Mesos,	NNM, Leiden , 1962, University Dredging	41.0	36.0	(26,0)	0.88	0,72		
4. Espagne, ria de Arosa, isla Salvora, 50m	NNM, Leiden , 1962, University Dredging	30,8	25,4	(18,6)	0.82	0,73		
5. Portugal, Algarve, entre Sagres et Faro, chalutiers, fonds 40-50m	MNHN, Mission Algarve V, 1988	45,5 43,0 42,0	37,3 37,3 35,5	(28,0) (25,6) (24,8)	0.82 0,87 0,85	0,75 0,69 0,70	53 55 54	Figs 40-41
6. Portugal, Algarve entre Salema et Praia da Luz , 37°00N-08°45W, environ 70m	MNHN, Mission Algarve V, 1988	36,4 33,1 32,1	30,3 28.6 26,0	(23,0) (20,4) (20,0)	0,83 0,86 0,81	0,76 0.71 0,77	53 57 54	
7. Portugal, Algarve, Burgau 37° 03,4N-08°46,3W, vase 35m	MNHN, Mission Algarve V, 1988	36,2 33,3 32,2	30,3 28.0 26,1	(22,0) (21,0) (21,0)	0.84 0.84 0,81	0.73 0,75 0,80	54 56 52	Figs 42-43
8. Portugal, Algarve, Tavira, Pedrado Barril 37°02,4N-07°39.7W, 25m	MNHN, Mission Algarve V, 1988	26,0	22,0	16,0	0,85	0,73	53	
9. Portugal, Algarve, Quarteira	Récolte NNM 1972	41,1	35,1	25,6	0,85	0,73		
10. G. de Cadiz "*Talisman* 1883", stn No 2, 36°53N -8°32W, 103m	MNHN	33,0 25,1	26,6 20,3	(15,0) (16,0)	0,81 0,81	0,75 0,80	48 52	
11. Espagne, Fuengirola	NNM, Coll. van Haren, 1968	37,3 31,0 31,1	29,6 25,5 25,3	23,2 20,2 20,8	0,79 0,82 0,81	0,78 0,79 0,82		
12. Banyuls, ECOMARGE 1985, stn A120, 130 –190 m 42°30.00N-03°25,20[E]	MNHN	38.0 35,9 29,2	31.9 30,7 25,3	(24.8) 23,4 (17,6)	0,84 0,86 0,87	0,78 0,76 0,70	56 54 59	Figs 46-47

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
13. Banyls, ECOMARGE 1985, stn A135, 200-300m, 42°30,40N-03°25,10E,	MNHN	34,0	29,1	(20,4)	0,86	0,70	56	
14. Marseille	MNHN, Coll ancienne	32,0	27,5	19,6	0,86	0,71	50	
		28,4	24,2	16,1	0,85	0,65	51	
		28,9	24,1	15,8	0,83	0,66	53	
15. Près Marseille "*Georges Petit* 1995", Grand Congloué 83m,	MNHN, Z et S Gofas	33,2	27,8	(20,0)	0,84	0,72	56	
16. Provence, Le Brusc /Cap Sicié, pêcheurs, 40-100m	MNHN, Gofas, 1968-70	34,0	27,2	21,4	0,80	0,79	53	
		33,2	27,4	(20,4)	0,83	0,74	55	
		29,3	25,2	18,6	0,86	0,74	54	
		26,7	22,9	(15,0)	0,86	0,66	56	
17. Villefranche, 25m	MNHN, Gofas	36,1	30,4	(22,4)	0,84	0,74	59	
18. Monaco, Cap d'aïl, stn 1264, 43°42 N-7°24,25', 123m	NNM, 17/5/92	27,9	23,7	16,8	0,85	0,71	62	
19. Monaco, stn 1262	NNM, don du Prince	23,1	20,0	14,0	0,87	0,70		
20. Monaco	NNM, don du Prince	24,0	20,5	13,8	0,85	0,67		
		24,3	21,3	13,9	0,88	0,65		
21. Golfe d'Ajaccio	NNM, MacAndrew	27,0	22,6	15,6	0,84	0,69		
		22,7	21,0	13,5	0,93	0,64		
22. Italie, Toscana, pêcheurs, 120m	Coll. Ter Poorten, Hilversum	28,4	22,4	16,6	0,79	0,74		
		26,4	21,6	16,4	0,82	0,76		
23. Naples, La Gaiola, 40-60m	NNM, Lucas	34,0	29,0	(20,4)	0,85	0,70		
		32,4	27,8	19,8	0,86	0,71		
24. Naples, Margellina, 30-35m	NNM, Lucas, 1963	33,0	28,6	(21,2)	0,87	0,74		
25. Alger	MNHN, Jousseaume ?	26,0	21,6	(15,2)	0,86	0,70	57	
		19,7	16,6	(12,6)	0,84	0,76		
26. Maroc, Cap Blanc, 100m "*Cancap* I 1976", stn 1147,	NNM	23,4	20,0	(14,8)	0,85	0,74		
		19,3	17,3	(13,4)	0,90	0,77		
27. Madeira "*Travailleur* 1882", stn52, 32°30 à 31°N-16°31W, 100m	MNHN	33,0	25,9	(22,8)	0,78	0,88	55	Figs 44-45
		26,0	21,9	(16,0)	0,84	0,73	58	
28. Madeira, SE des îles, "*Cancap* I 1976 ", stn 1057 32°43'N-16°43'W, 100-122m	NNM	38,8	32,9	(26,8)	0,85	0,81		
29. Islas Canarias, bateaux de pêche	MNHN, Salas, 1993	43,0	37,0	(27,0)	0,86	0,73	55	
		37,6	30,5	23,7	0,81	0,78	58	Figs 8-9
		38,2	30,7	24,7	0,80	0,80	53	
		36,5	30,0	22,7	0,82	0,76	52	
		35,2	29,2	22,4	0,83	0,77	53	
		36,0	30,3	22,0	0,84	0,73	54	
		30,3	26,6	19,2	0,88	0,72	56	
30. Islas Canarias, "*Cancap* II", stn 2012, 14°28'W-28°02N 170m	NNM	32,2	25,0	(20,6)	0,78	0,82		
		23,3	19,1	(15,2)	0,82	0,80		
31. "*Cancap* II" , stn. 2035, 28°10N-14°02W, 90m	NNM	21,2	17,9	13,0	0,84	0,73		
32. Rio de Oro, Banc de la Malonine, 25°38N-14°55W,83m	NNM	33,0	28,7	(19,0)	0,87	0,66	57	
		31,3	27,5	19,0	0,88	0,69	58	
33. "*Mauritania* II 1988", Tyro, 25°25'N-17°40'W, 95-100m	NNM	36,5	29,8	(21,4)	0,82	0,72		
		36,0	31,0	(22,5)	0,86	0,73		
		27,6	23,0	(16,0	0,83	0,70		

LOCALISATION	DEPOSITAIRE	MORPHOMETRIE – Nombre de côtes						
		H	**L**	**E**	**L/H**	**E/L**	**N**	**Figures**
34. Mauritanie, Cap Blanc, PTT 5e Croisière 1956, stn 691		39,4 34,4 28,0 27,0	31,8 28,3 24,0 23,0	(26,2) (23,2) (17,4) (16,6)	0,81 0,82 0,86 0,85	0,82 0,82 0,73 0,72	56 53 53	
35. Mauritanie, Banc d'Arguin, "*Cancap* III", stn 3122, 20°21'N-17°39'W, 100-150m	NNM	42,6 43,0	36,6 36,0	(28,4) (26,8)	0,86 0,83	0,74 0,74		
36. Env. de Dakar, "*Gérard Tréca*", stn 58.9.1B, 15°05N-17°20W, 200m	MNHN, Marche-Marchad	24,1 23,7	20,2 19,8	(15,5) (14,8)	0,84 0,84	0,77 0,75	55 55	
37. Région de Dakar, pointe des Almadies 14°49N, 150-200m	MNHN, Institut Français d'Afrique Noire, Marche-Marchad	46,5 38,3 38,3 37,0 26,7	35,3 31,3 31,1 30,2 22,4	(32,0) (26,0) (22,4) (22,0) (17,5)	0,76 0, 82 0.81 0.82 0,84	0,91 0,83 0.72 0.73 0,78	57 51 54 53	
38. Cape Verde, "*Cancap* VI 1982", stn 6071, 15°55N-23°06W, 110m	NNM 13112	35,8 33,6 31,7	28,1 28,0 26,5	(24,8) (22,2) (21,4)	0,78 0,83 0,84	0,88 0,79 0,81		Figs 57-58

Figures 28-47
28-39. *L. oblongum senegalense.* **28-29.** Tableau 4, No 5 – Saint Florent (Corse, France); **30-31.** Tableau 4, No 13/1 – Rio de Oro; **32-33.** Tableau 4,No 13/2 – Rio de Oro; **34-35.** Tableau 4, No 22 – Cap Vert;
36-37. Tableau 4, No 24/2 – M'Bour, sud de Dakar (Sénégal); **38-39.** Tableau 4, No 43) – Abidjan (Côte d'Ivoire);
40-47. *L. oblongum castanea.* **40-41.** Tableau 5, No 5/2 – Algarve (sud Portugal); **42-43.** Tableau 5, No 7/3 - Algarve (sud Portugal); **44-45.** Tableau 5, No 27/1 – Madère; **46-47.** Tableau 5, No 12/1 – Banyuls (Roussillon, France).


28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
2 cm

Tableau 6 . Récapitulation des données morphométriques et nombre de côtes

n = nombre de mesures ou de comptages – **M** = moyenne des valeurs – Ext. = valeurs extrêmes - ET = écart type

	Formes I	**Formes II**	**Formes III**	**Formes IV**	**Formes V**
H/L	n = 48 **M = 0,818** Ext.=0,74-0,92 ET = 3,82	n = 88 **M = 0,995** Ext.= 0,88-1,06 ET = 4,25	n = 49 **M = 0,854** Ext=0,78-0,92 ET = 3,39	n = 89 **M = 0,923** Ext = 0,84-0,97 ET = 2,83	n = 92 **M = 0,839** Ext.= 0,76-0,89 ET = 2,59
E/L	n = 48 **M = 0,808** Ext.=0,67-0,94 ET = 5,65	n = 88 **M = 0,655** Ext.= 0,63-0,76 ET = 5,06	n = 49 **M = 0,702** Ext=0,62-0.88 ET = 5,78	n = 89 **M = 0,684** Ext.= 0,61-0,77 ET = 4,39	n = 92 **M = 0,742** Ext =0,66-0,91 ET = 4,88
D	n = 38 **M = 1,47** **Ext =1,20-1,87** ET = 15,7	n = 84 **M = 1,37** Ext.= 1,15-1,76 ET = 15,1	n = 42 **M = 1,49** Ext=1,13-1.86 ET = 18,5	n = 49 **M = 1,20** Ext.= 1,03,1,50 ET = 8,9	n = 42 **M = 1,42** Ext = 1,10-1,76 ET = 15,8
A°	n = 41 **M =119°,4** Ext. = 110-130 ET = 4,71	n = 78 **M = 122°,4** Ext. = 115-130 ET = 4,91	n = 36 **M =119°,5** Ext.=110-130 ET = 5,75	n= 49 **M =125°,9** Ext. = 120-130 ET. = 3.90	n= 34 **M = 123°,8** Ext. = 120-130 ET. = 3,65
N de côtes (inter.)	n = 46 **M = 51,8** Ext. = 47-57 ET = 2,48	n = 88 **M = 50,7** Ext = 44-60 ET = 3,37	n = 47 **M = 55,2** Ext. = 48-67 ET = 4,17	n = 73 **M = 52,3** Ext. = 46-56 ET = 3,33	n = 58 **M = 54,4** Ext = 50-58 ET = 2,54

Commentaires

Les spécimens considérés comme juvéniles ne sont pas pris en compte.

H/L. Les formes allongées (**I**, **III**, **V**) sont bien mises en évidence, La forme **IV** est un peu moins arrondie que la forme **II**.

E/L. Les formes non allongées (**II**, **IV**) sont moins épaisses que les autres. La forme **I** est nettement plus épaisse que les autres formes.

D. Le tableau met en évidence une dissymétrie variable de la charnière.

A°. Peu de différences dans l'angle de la charnière entre les différentes formes.

N. Le nombre de côtes est minimum chez les formes **I** et **II**, maximum chez la forme **III**.

2ème partie: *Laevicardium oblongum*, une seule espèce polytypique

INTRODUCTION

Beaucoup d'auteurs ont reconnu l'existence de problèmes taxonomiques dans le complexe (voir, dans la première partie, les listes chrésonymiques de chacune des cinq formes).

Plusieurs ont fait part de ressemblances qui existaient entre toutes les formes et se sont demandé s'il ne s'agissait pas de la même espèce. Les principaux sont: Poli, 1795: 64 – Stossich, 1866: 16 – Weinkauff, 1867: 146 – Monterosato, 1872: 10 – BDD, 1892: 305 – Pantanelli, 1893: 75 – Locard, 1896b: 189 – Cerulli Irelli, 1908: 15 – Pavia & Demagistris, 1971: 104 – Durand, 1974: 33 – Voskuil & Onverwagt, 1989: 78. Cependant, aucun ne semble avoir cherché à pousser l'examen à fond, et ils se sont tous ralliés, en fin de compte, à la " bispécificité " traditionnelle *oblongum-crassum*, en rejetant dans l'espèce *crassum* toutes les formes qui, au premier coup d'œil, ne semblent pas appartenir à l'espèce *oblongum* d'une façon évidente.

Trois auteurs seulement ont envisagé l'existence de plus de deux espèces:

1) Reeve (1844 et1845), décrit 4 espèces appartenant au complexe, dont deux nouvelles:

- *Cardium vitellinum* sp nov (Sp 37, 1844, pl. 7). "Shell obliquely ovate". Le syntype figuré est une forme lisse et moyennement allongée du Groupe II. Un des trois syntypes ressemble à la forme V.
- *Cardium pennantii* sp nov (Sp 48, 1844, pl. 9). D'après les trois syntypes c'est une forme oblique du Groupe II.
- *Cardium oblongum* Gmelin (Sp 71, 1845, pl. 15) . Il s'agit, d'après les trois syntypes, de la var. *gibba* du sud des îles Britanniques (formes III), [et non pas de l' *oblongum* méditerranéen (forme I), dénommé, à juste titre, *sulcatum* Lamarck. Reeve écrit d'ailleurs " Lamarck appears to have omitted all notice of this species"].
- *Cardium sulcatum* Lamarck (Sp 79, 1845, pl. 16). Reeve écrit: " The sculpture of this species is of such a similar character to that of the *Cardium oblongum* [= *gibba*, forme III, d'après lui], that I first doubted whether they be truly distinct. Upon subsequent examination I find they differ constantly in form, the *Cardium sulcatum* being more elongated and so much more full and ventricose about the umbones".

2) Risso, dans les Alpes Maritimes, décrit (1826: 332 - 334) *C. sulcatum* et trois autres espèces qu'il est impossible de rattacher à des formes déterminées du complexe: *C. laevigatum, C. politum* sp. nov. et *C. oblongum.*

3) Locard, après 1892. Sur un exemplaire de son ouvrage de 1892, conservé au MNHN, Locard a ajouté à la main le nom d'une espèce nouvelle, en écrivant (p. 307): " *Cardium suboblongum* Loc. = *C. norvegicum* var. *gibba* et var. *devians* BDD (Moll. Rouss, pl. 48, fig. 6-8). De l'océan ". Dans les collections du MNHN, plusieurs lots du Croisic et de Belle-Ile du Groupe III, ont été étiquetés par cet auteur avec ce nouveau nom (Voir Tableau 3, No 21 et 23).

La revue détaillée du matériel et de la bibliographie concernant le complexe *oblongum-crassum* va conduire à une interprétation taxonomique que je considère comme cohérente. Je dois avouer que le caractère en apparence contradictoire de nombreuses données et la versatilité des opinions des auteurs pendant plus de deux siècles m'ont longtemps déconcerté. Le problème n'est devenu clair pour moi que le jour où j'ai entrepris l'étude des formes juvéniles, que j'avais eu tendance, comme sans doute la plupart des auteurs, à négliger jusque là et où j'ai découvert et réalisé un fait essentiel: la différence de composition pour ce qui concerne les formes des coquilles entre les populations d'adultes (qui ne renferment en général qu'une seule forme nettement dominante) et les populations de juvéniles, ou des parties de juvéniles dans les populations, qui peuvent renfermer plusieurs des formes existantes, sinon toutes. Il est cependant nécessaire, je pense, pour faciliter l'analyse et garder les choses claires de séparer les résultats de l'examen de ces deux composants des populations, même si ce procédé, dans un premier temps, peut paraître un peu artificiel. Cette séparation sera pleinement justifiée lorsque paraîtront les conclusions de l'étude.

Methodes

Dans la description des cinq formes du complexe de la première partie, j'ai délibérément écarté la recherche de discriminations, *a priori*, de niveau spécifique ou subspécifique entre ces formes, en me bornant à la prise en considération pour les séparer de deux caractères seulement, uniques caractères pris en compte généralement par les auteurs:

1) la forme;
2) la force de la costulation.

Dans cette deuxième partie, les autres caractères de la coquille, ainsi que certains caractères anatomiques, seront examinés, à savoir:

3) La charnière, avec l'examen des dents et la mesure du rapport D (rapport , sur la valve gauche, de la distance de la pointe de l'umbo à la latérale postérieure, à la distance de l'umbo à la latérale antérieure,) qui rend compte de la disymétrie de la charnière, et de l'angle A (angle formé, sur la valve droite, par les lignes joignant la dent cardinale majeure aux deux dents latérales).
4) Les caractères de la costulation intérieure marginale qui correspond à la costulation extérieure, qui se voit toujours et mieux que les côtes extérieures, qui existe tout au long de la marge, même chez les formes les plus lisses, et qui a une " personnalité " beaucoup mieux accusée. Le comptage des côtes sera donc fait sur

cette costulation intérieure qui montre des différences de nature et de détail d'une partie à l'autre de la marge, et qui souligne, en particulier, beaucoup mieux que l'examen extérieur, les deux zones " lisses " antérieure et postérieure, présentes dans toutes les formes étudiées ici, comme chez tous les *Laevicardium.* L'examen de toutes les espèces actuelles de ce genre, de l'Indo-Pacifique et de l'Amérique, m'ont permis de constater que la présence et les caractères de cette costulation intérieure sont constants chez les individus d'une même espèce, et très souvent différents d'une espèce à l'autre. Cela peut aider, dans les cas difficiles et douteux, à pratiquer une séparation des espèces.

5) L'examen de l'anatomie, qui s'est borné à celui du pied et de l'appareil siphonal.

INTERPRETATIONS

I. Première approche. Les cinq formes appartiennent à une seule espèce polymorphe *Laevicardium oblongum.*

Remarque préliminaire. Je rappelle que, par définition, une espèce polymorphe est caractérisée par des individus présentant, les uns par rapport aux autres, des différences morphologiques. Une espèce polymorphe devient polytypique lorsque les individus qui se ressemblent forment des sous-espèces, en satisfaisant aux trois conditions nécessaires et suffisantes pour que ce statut taxonomique soit justifié (voir plus loin).

Déjà en 1893, Pantanelli (p. 75) exprimait à la fois les ressemblances entre les deux " espèces " généralement reconnues, et l'insuffisance des observations par les auteurs, par une simple phrase: " Les deux espèces sont plus proches qu'il n'y paraît quand on se borne à lire les descriptions ou à examiner un petit nombre d'exemplaires ". En effet, un examen complet d'un grand nombre d'échantillons peut conduire à la conclusion que toutes les formes existantes sont suffisamment proches l'une de l'autre et doivent être considérées comme appartenant à la même espèce. Les principaux arguments pouvant amener à cette conclusion qui vont être développés sont:

I) Existence de formes intermédiaires, difficiles à placer dans un groupe ou dans un autre.

2) Mis à part l'allongement et la force des costulations, les autres caractères de la coquille sont les mêmes, à peu de choses près, en particulier la charnière et les fins détails des costulations " intérieures ".

3) Observations anatomiques: Contrairement aux croyances de certains auteurs, il n'y a pas de différences anatomiques évidentes dans les pieds des deux formes extrêmes (I et II).

4) Toutes les formes se retrouvent souvent ensemble, avec toutes les formes intermédiaires, dans certains lots de juvéniles, sans possibilité de stricte séparation entre elles.

Formes intermédiaires. La forme III est, en elle-même, une forme intermédiaire entre les formes I et II. Cette évidence fut nettement exprimée par plusieurs auteurs, en particulier par Monterosato (1872: 10); après une visite au British Museum, il écrit: " On peut aussi ajouter qu'une variété du *Cardium norvegicum* [il s'agit certainement de formes III], provenant des localités les plus septentrionales de l'Angleterre, de l'Ecosse et des Iles Shetland, peut servir de réunion de cette espèce avec le *Cardium oblongum* [forme I]". Un peu plus tard, convaincu à ce moment là de l'existence d'une espèce unique, il écrira (p. 22): " *Cardium norvegicum* Spengler, 1799 [forme II ou IV]; je le tiendrai pour séparé de l'espèce précédente [*C. oblongum*] tant que leur réunion ne sera pas acceptée d'un consensus commun ". Plus de cent trente ans après, ce consensus, attendu par Monterosato, ne s'est pas fait. (Voir également les commentaires de BDD, 1892: 305).

A côté de la forme III, de caractéristiques définies et à peu près constantes et à extension géographique importante, existent des formes intermédiaires entre les différentes formes. Ces formes intermédiaires, qu'il est difficile de placer dans un groupe ou dans un autre, ne peuvent pas constituer des groupes car elles se rencontrent localement et inopinément, leur nombre est limité et leur extension ne dépasse pas, en général, le niveau de la population. Les formes intermédiaires variées entre les diverses formes généralement considérées comme appartenant à l '"espèce" *crassum* [forme II] ne seront pas citées ici, bien qu'elles confirment déjà le polymorphisme au niveau de cette " espèce ", car elles n'apportent rien au problème. Par contre seront importants, dans le problème, des intermédiaires entre les formes précédentes et la forme "*oblongum* " [forme I]. Quelques spécimens parmi les plus caractéristiques sont figurés ici .

- Figs 48-49: Spécimen unique figuré par BDD, 1892 (pl. 48, fig. 6) comme type de leur var. *devians,* recueilli à Brest, conservé au MNHN, coll. Dautzenberg, dimensions 55,2x47,8x36,3; cette coquille a une allure de forme II très oblique, mais porte des côtes bien formées comme dans la forme I et est manifestement " aberrante " (*devians*).
- Fig. 50: Autre spécimen d'allure et couleur forme II, mais bien costulé comme ceux de la forme I, dimensions 50,0x45,0x30,3, recueilli à Toulon (Var), MNHN.

Figs 51-52: Autre spécimen aberrant, arrondi et fortement costulé, dimensions 36,6x32,8x23,8, recueilli à Agde (Hérault), MNHN.

- Figs 53-54: Grand spécimen, allongé comme ceux de la forme I, mais lisse et coloré en brun foncé comme ceux de la forme V, recueilli au ria de Arosa (Galicia), dragué à 42m, NNM ref. RMH 92134 (Tableau 5, No 2).

- Fig. 55: Spécimen passant, au cours de sa croissance, de la forme IV adulte à une forme proche de la forme II.
-Fig. 56: Spécimen, d'un lot de deux, passant, au cours de leur croissance, de la forme IV adulte, à une forme fortement costulée proche de la forme I, tout en restant peu allongé comme dans la forme II (L/H = 0,91) et montrant ainsi la coexistence de trois caractères généralement considérés comme spécifiquement incompatibles; dimensions 50,4x45,7x33,5 et 50,0x42,4x32,0, recueillis à Chiogga (Italie), ZMA leg Hoenselaar 1991.
- Figs 57-58: Forme spéciale, très allongée, bien lisse, proche de la forme V mais parfaitement blanche, recueillie au SW de l'Ile Boa Vista (Cap Vert) à 110m (voir Tab. 5, No 38/1).

Autres caractères de la coquille communs à toutes les formes

Charnière. A l'exception de l'angle A°, variant (mais peu) avec l'allongement de la coquille et du rapport D, indice de dissymétrie, toujours positif et élevé, mais un peu plus faible chez certaines formes peu dissymétriques, les charnières de toutes les formes du complexe sont identiques, en particulier pour ce qui concerne l'importance, la forme et la disposition des dents. On notera, en particulier, le très faible développement, sur le flanc interne de la latérale arrière de la valve gauche, de l'empreinte de la dent homologue de l'autre valve, identique chez toutes les formes.

Couleurs extérieures. Beaucoup de formes ont en commun des couleurs extérieures foncées comparables brunes à gris olivâtre, parfois tachées de flammes rouilles. Des couleurs claires peuvent exister chez des individus appartenant de toute évidence aux formes précédentes, avec des taches plus foncées plus ou moins quadrangulaires ou longitudinalement développées qui peuvent exister dans les parties juvéniles, généralement plus claires, de toutes les formes.

Couleurs intérieures. La couleur essentielle intérieure de la coquille de beaucoup d'individus du complexe est le blanc; cependant d'autres, dans tous les groupes, peuvent être tachés, à des degrés divers, d'une couleur particulière et caractéristique, allant du vieux rose au brun châtaigne clair. Ces taches, d'extension et d'intensité variables, soit occupent la totalité du creux umbonal, soit se manifestent seulement sur ses deux bords (taches " biradiées "). Souvent, des auréoles concentriques successives (jusqu'à 7 parfois) se manifestent parallèlement à la tache umbonale, presque jusqu'au bord ventral [présentes essentiellement chez la forme III (Fig. 19) et chez la forme I]. Ces bandes colorées concentriques en auréoles sont très vraisemblablement liées à la croissance de la coquille et à des changements écologiques pendant celle-ci (températures, saisons ?).

Costulation extérieure. Comme chez les espèces du genre *Laevicardium*, l'extérieur de la coquille présente longitudinalement trois zones différentes. Chez toutes les formes du complexe on peut distinguer:
1) Zone postérieure (largeur 1/6 à 1/5 de la coquille), lisse.
2) Zone médiane (largeur 3/5 à 4/6 de la coquille), costulée plus ou moins suivant le groupe, mais toujours d'une façon relativement adoucie. La costulation de la moitié postérieure de cette zone est toujours plus prononcée et plus visible. Les côtes elles-mêmes sont toujours lisses et ne portent aucun ornement, ainsi que les interstices.
3) Zone antérieure (largeur 1/6 à 1/5 de la coquille), lisse. Les côtes de la zone médiane y disparaissent plus progressivement.

"Costulation" intérieure marginale. Comme chez la plupart des Cardiidae et chez d'autres bivalves, la costulation extérieure a un équivalent sur la marge intérieure de la coquille. Sur une certaine largeur, en général faible, à partir du bord, se développe une costulation radiale inverse de l'autre; aux interstices extérieurs correspondent des " côtes ", et aux côtes des " interstices ". Pour simplifier, ces deux termes seront également utilisés pour l'intérieur, étant bien entendu que leur relief est inversé par rapport à celui de l'extérieur. La marge intérieure des deux zones toujours lisses antérieure et postérieure de la coquille porte également, chez les formes du complexe, des " costulations " (résidus d'une costulation extérieure ancestrale ?), phénomène exceptionnel chez les autres espèces du genre *Laevicardium*.
Mis à part des différences non significatives, principalement dans l'importance et la puissance des reliefs, la costulation intérieure marginale est, chez toutes les formes du groupe, identique d'une forme à l'autre et très élaborée, avec de fins détails constants toujours présents, qui à eux seuls, je pense, constituent un argument important pour la monospécificité. Les côtes intérieures diminuent de largeur sur l'extrême bord, alors que les interstices s'y élargissent en s'y approfondissant; elles sont un peu plus longues que ces derniers et dépassent du bord de la coquille, créant une crénulation. Les côtes intérieures sont creusées, sur une distance variable à partir du bord, d'un sillon axial séparant deux rides bordières symétriques. Cette " frange sillonnée " occupe une largeur variable suivant l'endroit, sur la marge. Contrairement à la costulation extérieure qui disparaît dans les parties lissées antérieure et postérieure, la costulation intérieure est présente partout sur le bord et change de caractère suivant l'endroit. Cela permet de calquer sur les zones extérieures définies plus haut, cinq zones intérieures différentes (Figs 59-60, qui permettent de constater

que ces zones sont quasi identiques chez les formes I et II, comme elles le sont chez les autres formes):

1) Zone médiane antérieure **ZMA** (12 à 14 côtes). C'est la zone où la frange sillonnée est la plus large, en particulier chez les formes II de l'Atlantique Nord, et où elle peut faire perdre la concavité de la coquille en s'aplatissant.

2) Zone médiane postérieure **ZMP** (14 à 16 côtes). La frange sillonnée est plus étroite et reprend la concavité de la coquille; les côtes sillonnées sont moins larges au profil des interstices.

3) Zone antérieure **ZA** (12 à 16 côtes), correspond à celle définie à l'extérieur pour son caractère lisse. Par rapport à la ZMA qu'elle précède, elle porte encore à l'intérieur des côtes sillonnées courtes qui deviennent assez brusquement plus étroites, formant plutôt des tubercules, toujours sillonnés. Ces côtes disparaissent vers l'avant derrière la grande dent latérale antérieure, où on en rencontre encore, le plus souvent, deux sur la valve droite et un sur la gauche. La zone ZA correspond souvent à une légère rectification de la marge.

4) Zone postérieure antérieure **ZPA** (6 à 8 côtes). Correspond, à l'extérieur, à la moitié antérieure de la zone lisse postérieure. Le passage de la zone ZMP à cette zone correspond, le plus souvent, à une rectification brutale du bord de la coquille. En même temps, la frange sillonnée devient brusquement plus étroite et les côtes plus courtes (pratiquement tuberculaires) et plus nombreuses. Ce phénomène donne l'illusion d'un amincissement de la coquille lié à la rectification de la marge. Les sillons bordiers des côtes peuvent prendre une certaine obliquité par rapport au bord de la coquille.

5) Zone postérieure postérieure **ZPP** (6 à 8 côtes). Correspond à la moitié postérieure de la zone lisse postérieure et est la toute dernière partie de la marge. Le bord de la coquille y reste plus ou moins rectifié; les tubercules sillonnés ainsi que les interstices deviennent plus larges, mais restent aussi courts. Les rides bordières de part et d'autre de leur sillon médian peuvent devenir très obliques en prenant souvent une forme de virgule, la ride postérieure étant toujours plus longue et plus oblique que l'antérieure. Les côtes ou tubercules sillonnés disparaissent au ras de la dent latérale postérieure.

Observations anatomiques

Pied. (Figs 61 à 68). Lorsqu'il est contracté et replié, le pied des formes I et II (les seuls que j'ai pu examiner) forme deux parties d'égale importance:

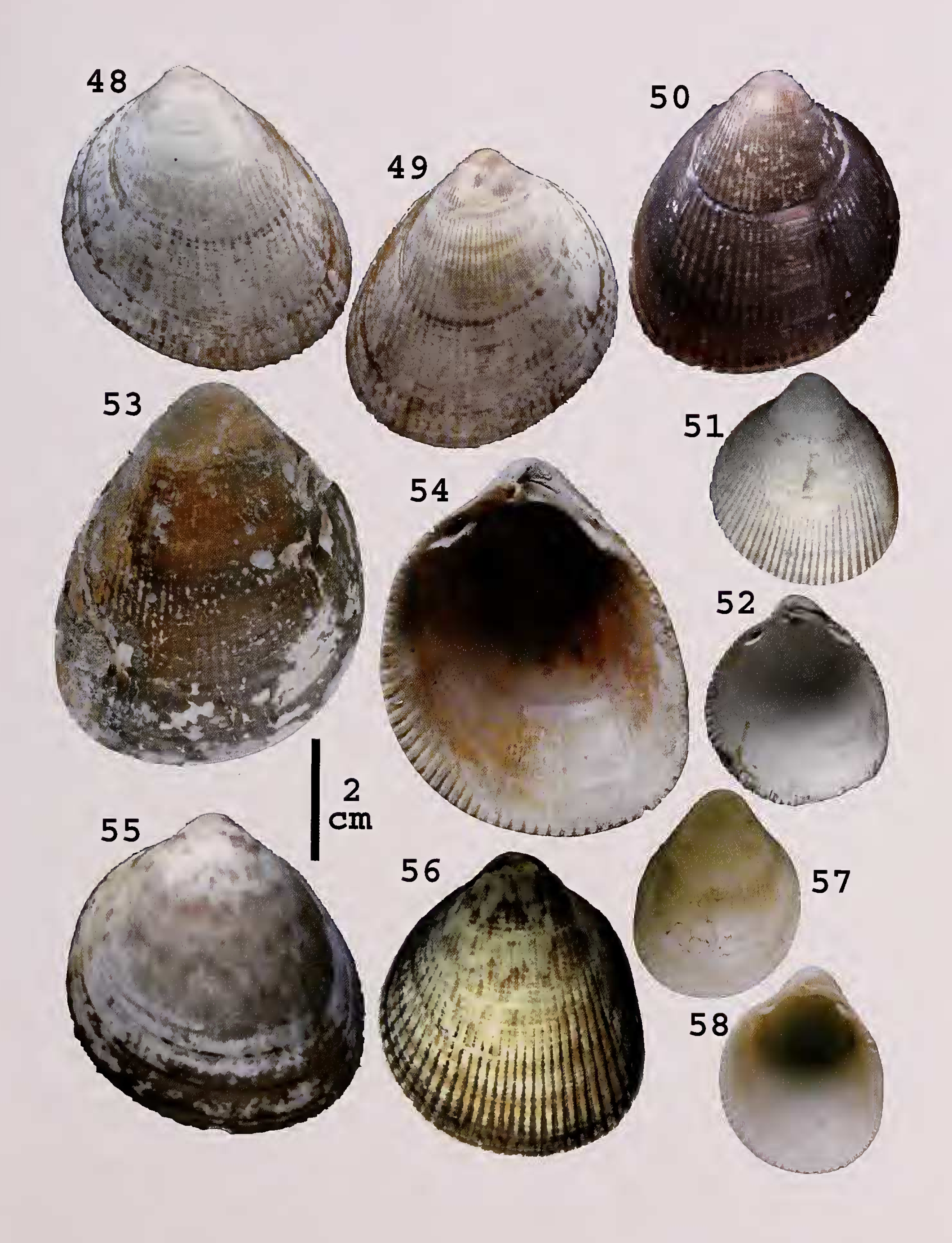
1)- Une partie supérieure cylindrique, s'évasant légèrement vers le haut, portant la bouche sur sa partie supérieure arrière.

2)- Une partie inférieure, d'abord cylindrique, puis s'aplatissant progressivement, puis diminuant de largeur et se terminant en longue pointe. Le bord extérieur inférieur de cette partie forme un arrondi presque demi-circulaire, puis se rebrousse légèrement à l'extrémité de la pointe. La partie terminale de la pointe, porte un sillon pédieux très court adjacent à une petite crête, situés dans une zone non colorée de forme caractéristique aux limites bien nettes. Pas d'autres sillons ou crêtes sur le pied, comme chez certains autres Cardiidae.

Chez les spécimens de la forme I que j'ai pu observer (Fig. 63), les deux parties du pied sont chagrinées de taches très nombreuses, petites, de teinte brun violacé, souvent vaguement allongées transversalement le long des striations musculaires du pied. Chez la forme II (Figs 61-62) seule la partie inférieure du pied est colorée de la même façon. Chez les deux formes, cette coloration n'est portée que par une très fine pellicule épidermique, très facilement caduque (comme l'indiquent également Forbes et Hanley, voir leur citation plus loin). Chez les deux formes l'arête marginale du côté arrondi du pied " inférieur " est régulièrement colorée en clair comme la tache " bipointue " terminale.

Figures 48-58 (voir pages 26 et 27)

48-49. Spécimen type de la var. *devians* BDD, 1792 (pl. 48, fig. 6) recueilli à Brest. (Forme arrondie, costulée, 49,0 x 45,8 x 28,4); **50.** Spécimen recueilli à Toulon (Var). MNHN. (Forme arrondie, costulée, 50,0 x 45,0 x 30,3 mm); **51-52.** Spécimen recueilli à Agde (Hérault). (Forme arrondie, costulée, 37,0 x 33,0 x 23,9 mm); **53-54.** Spécimen recueilli au Ria de Arosa (Galicia), NNM, tableau 5, No 2 (allongé, mais lisse et teinté de brun châtaigne comme forme V); **55.** Spécimen de Trébeurden (Côtes du Nord), NNM. (Forme IV, devenant II, Tableau 2, No 17); **56.** Spécimen recueilli à Chiogga (Italie). ZMA. (Forme IV devenant costulée, mais non allongée, 50,4 x 45,7 x 33,5 mm); **57-58.** Spécimen recueilli à 110m au Cap-Vert, NNM, (Tableau 5, No 38/1) (lot de formes allongées, lisses et toutes blanches).


48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
2 cm

Les pieds des deux formes sont très comparables pour ce qui concerne la forme générale, la présence d'un sillon pédieux très court et unique, la présence d'une tache claire de forme caractéristique autour de ce sillon, d'une marge claire, enfin d'une coloration "chagrinée" caractéristique sur tout ou partie de l'organe. Les différences de couleur générale de la chair elle-même des deux exemplaires figurés ici, blanche chez la forme I, foncée chez la forme II, ne traduit, je pense, que l'effet de conditions locales; en effet la description de Forbes et Hanley (voir plus loin) d'individus des Iles Britanniques de la forme II (nommés *norvegicum*), parle de chair "pure white" sous l'épiderme coloré; d'autre part, les exemplaires de la forme II récoltés en Algarve (sud Portugal), à coquille plus claire, ont également une chair blanche.

En conclusion de l'examen direct des pieds d'individus de ces deux formes, il ne me paraît pas que l'on puisse trouver suffisamment de différences pour appuyer l'idée d'une séparation spécifique entre elles.

Dans la littérature, les pieds d'individus du complexe n'ont été, à ma connaissance, pris en considération que cinq fois:

1) Adams H. & A. (1858: 457, pl. 112, fig. 2) figurent pour *norvegicum* (sans description) un pied tacheté, tout à fait comparable à celui observé chez la forme I.

2) Forbes et Hanley décrivent (1850: 38) et figurent (1848, pl. N, fig. 1) un exemplaire du pied de *C. norvegicum* [forme II]. Leur description mérite d'être citée: "The foot is long and powerful, securiform, of a red-flesh colour, except its apex, which is white, and a margin, as it were, of fulvous hue. The coloured portion presents a shagreened aspect under the lens, and depends upon an exceedingly thin epidermis which is rubbed off by the slightest touch, exposing pure white below it".

3) Crosse (1868:6) enfin, écrit à propos des *C. norvegicum* du bassin d'Arcachon: " L'animal est blanchâtre: le pied et le manteau sont marqués de taches allongées d'un roux clair, reproduisant exactement le ton des côtes umbono-marginales de la coquille chez les individus jeunes ".

Ces trois descriptions du pied de la forme II ne permettent pas de mettre en évidence des différences avec celui de la forme I. Cela semblerait ne pas être le cas avec les deux suivantes:

4) Poli (1791: pl. 17, figs 9-10) figure très sommairement les pieds de deux individus de Méditerranée, dont l'un, dénommé *flavum*, est, d'après la coquille, incontestablement une forme I (ici Fig. 64) et l'autre une forme non identifiable avec précision dénommée *C. laevigatum* (ici Figs 65-66 ou Figs 67-68 suivant les éditions, voir plus loin), que l'on peut considérer comme représentant une autre forme méditerranéenne du complexe, et l'assimiler au groupe IV.

5) Weinkauff (1867:149), qui se dit prêt à admettre, par ailleurs, que l'on puisse faire deux variétés de la même espèce de *C. norvegicum* [formes II et IV] et de *C. oblongum* [forme I], écrit cependant: " Un coup d'œil sur l'excellent [*sic*] dessin des parties molles des deux espèces par Poli suffit pour empêcher la réunion. J'ai aussi examiné les espèces vivantes et je peux affirmer que les dessins de Poli sont exacts et permettent de bien différencier les deux espèces ".

Plusieurs auteurs, de leur propre aveu à bout d'arguments pour séparer spécifiquement les deux formes, se sont basés sur la différence entre ces deux dessins, et surtout (et peut-être uniquement ?) sur les affirmations de Weinkauff, pour défendre la bi-spécificité *oblongum-crassum*, en particulier BDD qui écrivent (1892: 305): " Le *C. oblongum* est si voisin du *C. norvegicum* et surtout de sa variété *gibba* Jeffreys [forme III], que l'on serait tenté de suivre l'exemple de quelques auteurs en le rattachant à celui-ci à titre de variété. Mais Weinkauff, qui a observé les animaux des deux espèces, a constaté que les différences de conformation et de granulation du pied, etc..., déjà signalées par Poli, sont bien constantes et justifient la séparation des deux espèces ". Il convient de citer également Cerulli Irelli (1908: 33) qui écrit: " Cette espèce [*L. norvegicum*] est tellement voisine de la suivante [*L. oblongum*] dans son aspect externe, que, s'il n'existait pas de différences anatomiques dans l'animal, observées par Poli et confirmées par Weinkauff, on serait conduit à la considérer comme une variété du *L. oblongum* ". D'autres auteurs, parmi les plus influents, ont également utilisé en dernier recours, plus ou moins explicitement, ce que j'appellerai " l'argument de Weinkauf " (différences dans l'anatomie des pieds) pour une séparation spécifique. C'est le cas de Römer (1769: 85) et de Locard (1896b: 189). Plus récemment l'argument a, sans doute, encore été utilisé par Pavia et Demagistris, qui déclarent (1971: 104): " *L. norvegicum* est difficilement distinguable de son congénère *L. oblongum* sur la base des seuls critères morphologiques ". Il est vraisemblable que d'autres auteurs, sans le dire, ont tenu compte de l'argument de Weinkauff, qui est donc devenu un élément essentiel dans la discrimination spécifique. J'ai donc dû examiner les documents de Poli avec la plus grande attention.

Tout d'abord, contrairement aux affirmations de BDD et de Cerulli Irelli ci dessus mentionnées, Poli (1795: 64) décrit assez longuement le pied de la forme I, mais pas celui de son *laevigatum*, et donc ne parle pas de différences entr'eux. Il écrit tout au contraire (1795:64) " Ceux qui veulent connaître l'histoire du *Cardium laevigatum*, et caractériser ce Mollusque, doivent prendre en considération ce que nous déclarions plus haut à propos de *Cardium flavum* [= forme I, *oblongum*], que tous deux vivent ensemble sur les mêmes plages de la mer, et qu'ils renferment le même animal vivant ". Poli se poserait donc, semble-t-il, lui aussi, avec cette phrase un peu ambigüe, le problème de la conspécificité; il se heurte ici en fait, je pense, au problème des juvéniles,

dont je parlerai plus loin. Pourquoi alors figurerait-t-il deux pieds réellement différents (comparer les figures 64 et 65) pour ce " même animal vivant " ? J'ai pu avoir connaissance de deux exemplaires différents de l'œuvre de Poli, en particulier du Tome 1 (1791), où se trouve la planche17 où sont figurés les deux pieds en question:

1) Dans un premier exemplaire (Bibliothèque du MNHN, Paris), le dessin du pied de *C. laevigatum* (fig.10. voir ici Figs 65-66) est effectivement différent de celui de *C. flavum* (= forme I , *oblongum*) (fig. 9, voir ici Fig. 64): on n'y distingue ni la forte granulation représentant la coloration chagrinée, ni la bordure blanche fortement marquée, ni la tache blanche allongée dans la partie apicale; au contraire, l'organe est recouvert d'une ponctuation régulière très fine, avec une bordure à peine soulignée, et sans tache blanche.

2) Dans un autre exemplaire, en couleurs (Bibliothèque Nationale de Aarhus, Danemark), la figure du pied de *C. laevigatum* (ici Figs 67-68) a changé et est devenue très proche de celle de *C. flavum.* Il s'agit pourtant par ailleurs de la même planche 17, avec les autres figures identiques, et les mêmes noms du dessinateur et du graveur.

L'explication qui me paraît la plus logique à ce problème est la suivante. Après la sortie d'un certain nombre d'exemplaires du premier type, Poli n'a pas été satisfait du dessin du pied de son *laevigatum*, qu'il avait affirmé être identique à celui de *flavum* (voir plus haut); il a donc fait modifier le cuivre gravé de la planche, en modifiant uniquement le pied de *laevigatum*, de façon que les pieds des deux figures soient identiques. De plus, sur la coquille, les taches " sanguines " de la description de cette forme (1791: 64), absentes dans le premier dessin, ont également été ajoutées.

Weinkauff n'a donc pas tenu compte des affirmations de Poli et est probablement tombé sur une planche 17 non modifiée !

Il faut reconnaître cependant que, s'il veut représenter vraiment la forme IV méditerranéenne arrondie et lisse du complexe opposable à la forme I, le dessin de la coquille du *laevigatum* n'est pas très bon, et même faux: costulation présente sur toute la coquille et pas de zones lisses antérieure et postérieure; d'autre part, la costulation est trop marquée pour la forme qu'a décrite Poli qui devrait être attribuée, logiquement, à la forme IV, et l'allongement beaucoup trop important. Il y a donc eu manifestement, au départ, je pense, une erreur sur toute la figuration de cette forme.

Appareil siphonal et autres parties anatomiques

Chez les deux formes l'appareil siphonal (Figs 69-70) est constitué de deux siphons coniques peu élevés, l'inhalant, de forme ovale, étant plus grand que l'exhalant qui est bien rond. Toute la zone de jonction du manteau, qui porte les ouvertures siphonales, est garnie de tentacules courts et parfois tuberculaires sur les siphons eux mêmes et dans l'espace situé entre eux, plus longs sur le " pont " entre l'inhalant et l'ouverture pédale ainsi que dans la gouttière située entre les adducteurs qu'ils remplissent jusqu'au bout. Aucun de ces tentacules ne porte d'organes oculaires évidents (caractéristique des *Laevicardium* d'après Schneider qui affirme (1995: 325) avoir observé de tels organes chez l'espèce américaine *Laevicardium laevigatum sensu* Clench & Smith, 1944 (= *Cardium serratum* Linné, 1758, voir Vidal, 1999: 327), la seule espèce qu'il ait examinée, organes que je n'ai pu retrouver sur les échantillons mêmes, cités par lui comme examinés au ANSP (Reg. A1022), ni chez aucune autre espèce du genre.

Voir également la description de Amouroux (1979: 48).

Chez les deux formes, les palpes labiaux, insérés dans la partie arrière supérieure du pied de part et d'autre de la bouche, sont triangulaires, longs et striés et se prolongent vers l'avant, en ceinturant une partie du pied, en de fines lames qui diminuent progressivement de largeur jusqu'à disparaître, mais en restant constamment insérées sur le pied et jamais connectées avec la lame de la branchie interne qui se connecte sur le pied toujours entre elles. Le palpe labial interne s'insère donc directement sur le pied et ne m'a donc pas paru connecté avec la branchie interne, comme l'affirme et le figure Schneider (1995: 324 et fig. 2) et dont il fait une caractéristique du genre *Laevicardium.*

Juvéniles

L'argument principal, qui a amené plusieurs auteurs à envisager l'appartenance de toutes les formes à une espèce unique, est l'existence de lots de juvéniles appartenant sans conteste à la même population mais renfermant plusieurs formes différentes, et en particulier des formes proches des deux formes " traditionnelles " mais avec des intermédiaires empêchant des séparations strictes.

- Poli fait figure de précurseur dans ce domaine en décrivant (1795: 64) des populations, attribuées à *laevigatum,* dont les coquilles sont déclarées: " souffrir d'une remarquable variété dans l'allongement, l'épaisseur des valves et l'abondance du rose, plus ou moins brillant, de l'intérieur des valves " et il admet, sans tirer explicitement de conclusions, que cette variation des caractères est liée au côté juvénile des spécimens.

- Stossich (1866: 16) cite, du golfe de Trieste, *L. oblongum* (80-120' de profondeur) [forme I] et *L. laevigatum* (120' de profondeur) [forme IV]. Pour lui, ce dernier est la forme jeune du premier. Il écrit: "L'ayant dans de nombreux stades de grandeur, j'ai remarqué une série continue d'individus dans laquelle il n'est pas possible de marquer un point de division en passant de l'un à l'autre".

- Monterosato (1872: 10) cite les observations précédentes de Stossich et ajoute, en parlant des deux "espèces": "J'ai moi-même pu constater, qu'à l'état jeune, ils ne présentent aucune différence".
- Plus récemment, Voskuil & Onverwagt écrivent (1989: 78), à propos de *L. oblongum*: "Les juvéniles peuvent être très proches des *crassum* juvéniles. Des spécimens de l'Algarve et du S-E Espagne peuvent poser de nombreux problèmes. Il n'est pas impossible que *L. oblongum* et *L. crassum* s'hybrident entre eux dans ces régions, ce qui serait un argument pour les considérer comme des sous-espèces d'une seule espèce valide: *Laevicardium oblongum oblongum* (Gmelin, 1791) et *Laevicardium oblongum crassum* (Gmelin, 1791)".

L'examen poussé des individus adultes m'avait conduit à conclure à la monospécificité de toutes les formes du complexe. Cependant les arguments pour la multispécificité pourront sembler à certains ne pas avoir été écartés à 100%. L'examen des lots de juvéniles vient cependant, me semble-t-il, apporter un argument capital pour la monospécificité. Il est d'usage peu répandu, dans toute étude d'un groupe de bivalves, de porter une attention particulière aux formes juvéniles, qui ne semblent pas apporter, en général, de données supplémentaires à la résolution des problèmes taxonomiques. C'est pour cela que les échantillonnages et les choix des spécimens représentatifs dans les collections ne renferment en général que des individus adultes et que les lots comportant des juvéniles en nombre suffisant sont rares. Pour le problème qui nous occupe, les collections anciennes des Muséums n'en renferment pratiquement pas et la plupart des lots utilisables proviennent de récoltes récentes (à partir de 1986) du MNHN dans les régions de l'Algarve (sud Portugal), de la région du détroit de Gibraltar (Ceuta) et de la côte est de l'Espagne (région de Malaga), tous déposés au MNHN.

Ces lots de juvéniles se caractérisent par la coexistence de plusieurs des cinq formes ici décrites avec de nombreux intermédiaires. Parfois toutes les cinq formes sont présentes ensemble. La seule conclusion possible à ces faits est, me semble-t-il, qu'il s'agit d'une espèce polymorphe.

Pour les raisons indiquées plus haut, peu d'auteurs dans la littérature ont mentionné ces formes juvéniles. Cependant parmi les 11 auteurs les ayant pris en considération d'une façon explicite, 8 ont évoqué le problème taxonomique qu'elles posaient sans conclure autrement souvent qu'en désignant des variétés " *minor* " (Poli 1795: 64; Brocchi 1814: 312; Locard 1896: 189; Pallary 1900: 394; Locard & Caziot 1900: 238; Cerulli Irelli 1908: 33; Barsotti & Frilli 1969: 27; Durand 1974: 33); deux seulement, comme déjà vu, ont conclu à la monospécificité (Stossich 1866: 16; Monterosato 1872: 10), et un enfin a envisagé une hypothétique hybridation entre deux sous-espèces (Voskuil & Onverwagt 1989: 78).

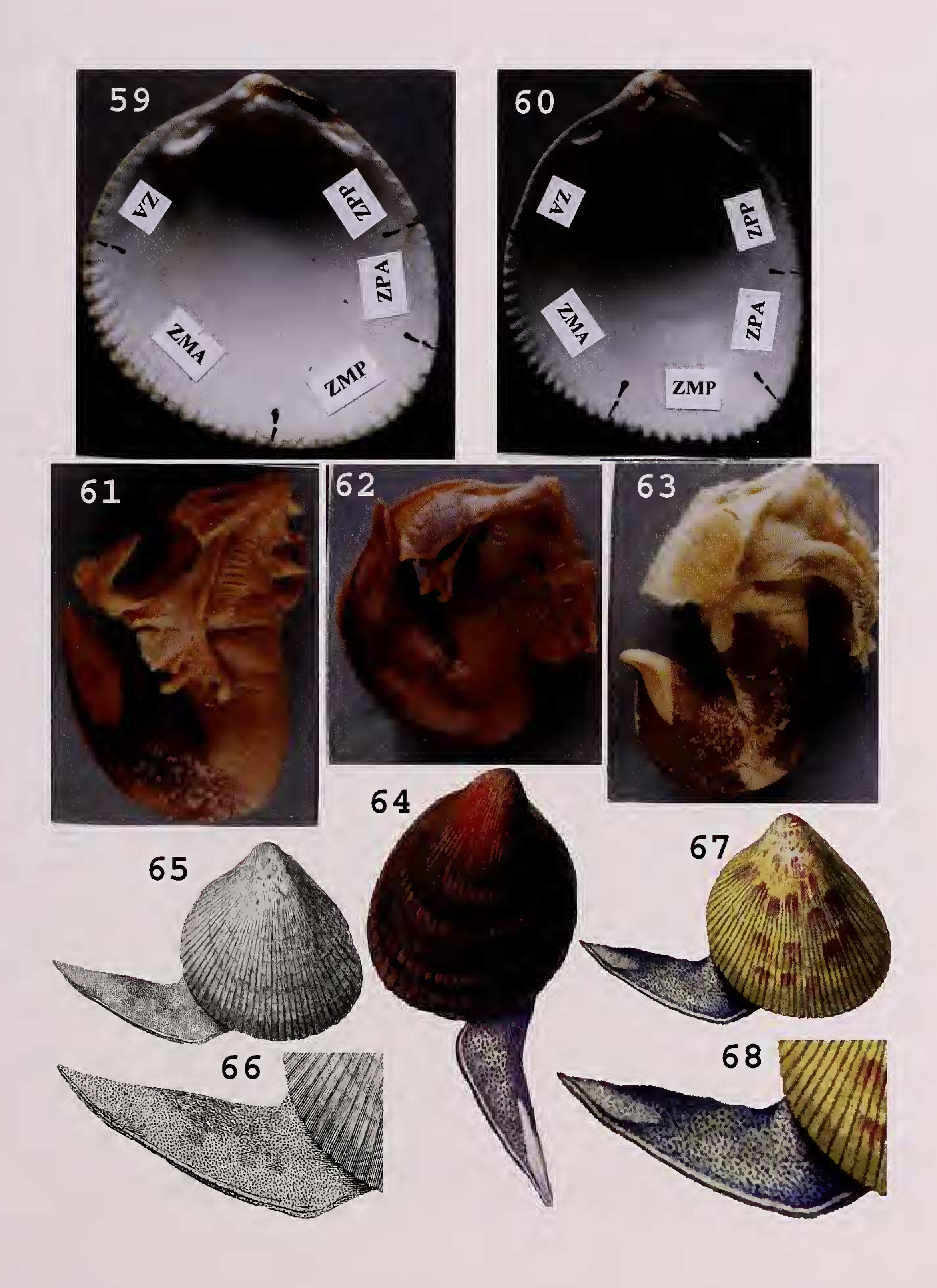
Il est évident, comme souligné plus haut, que la présence possible de n'importe qu'elle forme dans un endroit déterminé doit inciter à une prudence extrême à l'égard de certaines données bibliographiques pour ce qui concerne à la fois l'identification et la répartition géographique, lorsque ces données risquent d'être issues uniquement de spécimens non adultes.

Des juvéniles de formes diverses sont quelquefois associés à des adultes qui, eux, selon le domaine considéré, sont essentiellement d'une seule forme. C'est ainsi que dans quelques lots que j'ai pu examiner, des juvéniles en nombre suffisant sont en présence d'adultes:
- dans le domaine du groupe II (*crassum*), des juvéniles sont de la forme IV (*senegalense*) et V (*castanea*); par contre dans le lot BM(NH) 44490-504, de Roundstone (Ireland) les juvéniles sont tous de la forme II.
- dans le domaine de la forme III (*gibba*), des juvéniles sont de la forme III, II ou IV et V.
- dans le domaine de la forme V (*castanea*), des juvéniles sont de la forme II ou IV à V, avec parfois des tendances vers la forme I. Voir également un lot BM(NH) 44505-24 où les juvéniles les plus petits sont de la forme II ou IV et les plus gros (jusqu'à L=18mm) de la forme V.

Mais c'est dans le domaine de la forme I (*oblongum*), que j'ai pu observer les lots mixtes adultes-juvéniles les plus complets et les plus caractéristiques. Il s'agit de trois lots provenant de la région de Ceuta, dans l'anse Almadabra (lots No 3 et 4, Tableau 1, et un lot uniquement constitué de juvéniles: plongée, 20-36m, 35°52, 5'N-05°19, 0'W, 1986, MNHN). Des formes I adultes y sont associées à des formes I semi-adultes de taille moyenne et à une série de juvéniles qui peuvent être classés dans toutes les formes (y compris la forme I), avec formes intermédiaires variées.

Figures 59-68

59. *L. oblongum crassum* (Tableau 2, No 14), Val André (Côtes-du Nord): les cinq divisions des crénulations marginales intérieures, légèrement agrandi; **60.** *L. oblongum oblongum* (Tableau I, No 18/1), Ajaccio (Corse): les cinq divisions des crénulations marginales intérieures, légèrement agrandi; **61-62.** *L. oblongum crassum*. Pieds de deux individus, Baie de Quiberon (Morbihan), légèrement agrandis; **63.** *L. oblongum oblongum*. Pied d'un individu, sud de Ceuta (Maroc), Tableau 1, No 1, légèrement agrandi; **64.** Figure 9 (*flavum*) de la planche 17de Poli, dimension réelle approchée; **65.** Figure 10 (*laevigatum*) de la planche 17 de Poli, première version, dimension réelle approchée; **66.** Agrandissement du pied de la Figure 65; **67.** Figure 10 (*laevigatum*) de la planche 17 modifiée de Poli, dimension réelle approchée; **68.** Agrandissement du pied de la Figure 67.


59
ZA
ZPP
ZPA
ZMA
ZMP
60
ZA
ZPP
ZMA
ZPA
ZMP
61
62
63
64
65
67
66
68

II Conclusion. *Laevicardium oblongum* est une seule espèce polytypique.

Une dernière évidence vient encore s'ajouter aux arguments précédents qui ont conduit à la conclusion que le complexe étudié ne comportait qu'une seule espèce. Comme le lecteur l'aura sans doute remarqué dans la 1ère partie, les cinq formes décrites occupent des domaines nettement différents à la fois géographiques et écologiques (profondeurs):

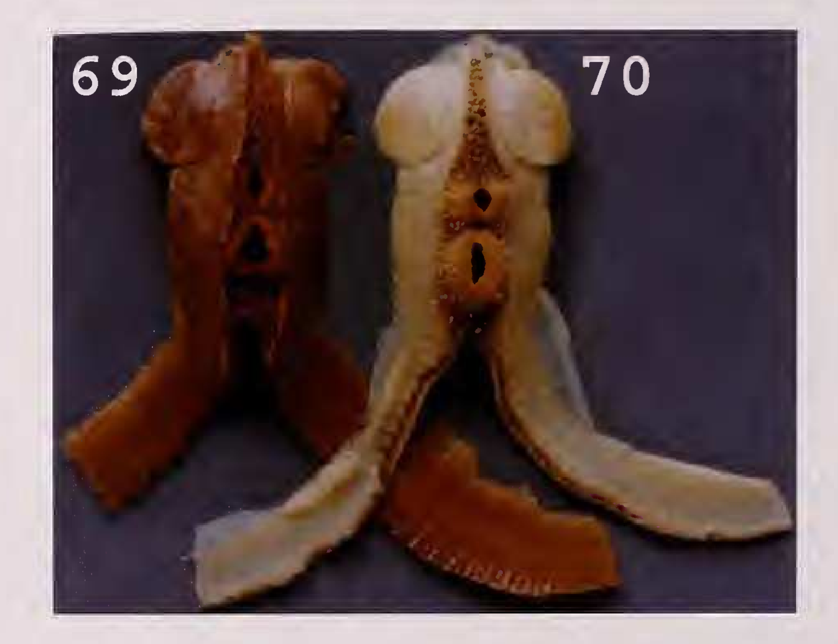
- Formes I, dans les zones circalittorales de la Méditerranée (Carte 1).
- Formes II, dans la zone littorale atlantique de la Norvège jusqu'au sud de la Péninsule Ibérique, et dans l'ouest de la Méditerranée (Carte 2).
- Formes III, dans les zones circalittorales du sud des Iles Britanniques et de l'Irlande et dans l'Atlantique jusqu'au nord-ouest de la Péninsule Ibérique (Carte 3).
- Formes IV, dans les zones circa- à infralittorales de la Méditerranée et de l'Atlantique d'Afrique du Nord, s'étendant aussi vers les zones littorales en Afrique occidentale (Carte 4).
- Formes V, dans les zones infralittorales de Méditerranée, de l'Atlantique lusitanien et d' Afrique occidentale (Carte 5).

En conséquence, pour ce qui concerne les populations adultes, plusieurs constatations sont à mettre en évidence:

1) Les diverses formes ne diffèrent que par la morphologie de la coquille et le relief des costulations extérieures. Tous les autres caractères (y compris plusieurs caractères anatomiques) sont semblables.
2) Les diverses formes sont en général aisément identifiables comme telles et séparables, mais il existe des formes intermédiaires. Ces formes intermédiaires sont cependant peu abondantes vis-à-vis des formes classifiables.
3) Chacune des formes identifiables se regroupe essentiellement dans un domaine particulier, déterminé à la fois par l'extension géographique et la profondeur d'eau.
4) Sous réserve d'échantillonnages futurs plus précis, ces domaines n'empiètent pas les uns sur les autres et ont des limites géographiques et écologiques (profondeurs) nettes. Les caractères ne semblent pas varier en allant vers les limites et il ne semble pas exister de zones d'intergradation importantes.

Tous ces caractères sont ceux d'une espèce polytypique au sens de Mayr 1974 (édition française page 228). Il est nécessaire, afin que les choses soient bien claires, de rappeler ici la définition et les caractéristiques de la sous-espèce au sens de Mayr (1974: 231):

- C'est une catégorie collective, un agrégat de populations phénotypiquement similaires.
- Il n'est permis de désigner des sous-espèces que si elles diffèrent taxonomiquement, c'est-à-dire par des caractères morphologiques diagnostiques.



Figures 69-70
69. Appareil siphonal d'un individu de *L. oblongum crassum*. Baie de Quiberon (Morbihan), légèrement agrandi; **70.** Appareil siphonal d'un individu de *L. oblongum oblongum*. Sud de Ceuta (Maroc), Tableau 2, No 1, légèrement agrandi.

- Il est habituellement possible d'attribuer des populations à une sous-espèce, mais cela est souvent impossible pour des individus en raison de leur variabilité dans chaque population. Une population attribuée à une sous-espèce peut contenir des "variants individuels", c'est-à-dire des individus attribuables à une autre sous-espèce (Mayr et al., 1953: 100) admettent que les individus variants puissent atteindre 25%; ils écrivent: " 75 per cent of the individuals have to be different from all other individuals of the other subspecies (of the species) "].
- Une sous-espèce habite une subdivision géographique définie du domaine de l'espèce; autrement dit, une sous-espèce ne peut être définie sans domaine d'habitat.

Les diverses formes adultes du complexe, telles qu'elles ont été décrites et regroupées, entrent donc bien dans le cadre d'un ensemble de sous-espèces à la fois géographiques et écologiques. Ce complexe ne comprendrait donc qu'une seule espèce polytypique. Les deux arguments principaux permettant d'adhérer à cette opinion sont l'existence de formes de passage d'une forme à l'autre et la présence de nombreux caractères communs à toutes les formes. Le seul argument qui pourraient plaider en faveur d' une " multispécificité " est mis d'autre part en défaut: il serait la présence sympatrique de formes d'un autre groupe dans des populations d'un groupe donné. Cette présence est parfaitement concevable dans le cas de variants individuels (voir le 3° ci-dessus). Il faut dire que ces cas de sympatrie sont relativement rares, et dans ces cas les formes aberrantes ne constituent qu'un faible pourcentage, bien loin des 25% tolérés par Mayr. D'autre part, la véracité de ces cas est souvent discutable (échantillonnage, lots anciens remaniés, coquilles vides transportées, etc...). Les cas de sympatrie prouvée d'animaux adultes vivants de groupes différents paraissent exceptionnels. Par exemple, il n'existe, à ma connaissance, aucun cas indiscutable entre les adultes des deux formes extrêmes II(ou IV) et I.

Dans l'état actuel des connaissances, le seul facteur écologique qui a manifestement une influence sur les formes du complexe et qui participe, en même temps que la position géographique, à la définition de certaines formes , est la profondeur d'eau, mais il est probable que de nombreux autres facteurs, liés ou non à cette dernière (par exemple la température, la nature du substratum, l'agitation de l'eau….), entrent également en compte et accentuent ou perturbent ses effets. Pour les besoins de la cause les définitions des zones littorale et infralittorale (jusqu'à 30m), circalittorale (de 30 à 200 m), seront prises dans des limites moins strictes.

En vertu de la règle du premier réviseur (ICZN 1999, Article 24.2), je propose *Laevicardium oblongum* comme nom de l'espèce polytypique en question ici et considère l'existence de cinq sous-espèces dont les habitats correspondent à ceux des cinq formes précédemment décrites:

1) ***Laevicardium oblongum oblongum* (Gmelin, 1791)** (formes I dans la première partie). Gmelin a désigné deux syntypes pour *Cardium oblongum*: Chemnitz, 1782, pl. 19, fig. 120, et Born, 1780, pl. 3, fig. 8. Les dessins, d'excellente qualité, de ces deux coquilles, permettent, à eux seuls, l'identification sans ambiguité.



Carte 1. Distribution géographique de *L. oblongum oblongum* (Gmelin, 1791)

2) ***Laevicardium oblongum crassum* (Gmelin, 1791)** (formes II dans la première partie). Gmelin a désigné deux syntypes pour *Cardium crassum*: le premier figuré par Schröter (1784, pl. 7, fig. 12); cette coquille, en apparence fortement costulée, n'est pas typique de la forme II , mais semble se rapprocher de la forme 1. C'est d'ailleurs l'interprétation qu'en a faite Lamarck (1819: 10), qui l'a citée comme syntype de son *Cardium sulcatum* (= *oblongum oblongum*). Le deuxième (Lister 1687 fig. 169) parait plus typique.



Carte 2. Distribution géographique de *L. oblongum crassum* (Gmelin, 1791)

3) ***Laevicardium oblongum gibba* (Jeffreys, 1863)** (formes III dans la première partie). L'auteur du

taxon *gibba* ni, à ma connaissance, aucun des auteurs subséquents qui l'ont utilisé, n'ont pas désigné de spécimens types. Suivant la recommandation 73F de l'ICZN, je désigne ici une série-type comportant un " lectotype ". Je choisis le lot BM(NH) 2000 0068/1-3, collection Cuming, localité Plymouth, dragués dans la vase à environ 20 fathoms (36,5 m) (voir Tableau 3, No 3), comportant trois syntypes choisis par Reeve pour son *Cardium oblongum* (*sic*):
- lectotype, une coquille 57,3 x 47,0 x 34,0 mm, figurée par Reeve (fig. 71), figurée ici Fig. 23.
- paralectotype 1, une coquille 55,5 x 43.6 x 34,2 mm, figurée ici Fig. 22.
- paralectotype 2, une coquille 53,0 x 42,4 x 31,6 mm.

La dénomination *gibba* (= bosse) demande une explication. Cette forme, vraisemblablement mise en évidence vers 1840, par dragages, près des côtes du Devon, dans la Manche, fut assimilée à la forme I, dénommée *oblongum* par les premiers auteurs qui connurent son existence (Sowerby, Brown, Reeve et autres) par opposition aux formes II (appelées de plusieurs noms), présentes également dans ces régions. L'existence de deux espèces dans ces zones fut peu après écartée par Forbes & Hanley (1850), qui considérèrent, tout en reconnaissant implicitement la différence, qu'il s'agissait d'une même espèce variable, *C. norvegicum*. Cependant, dès 1863, Jeffreys tînt compte des différences entre ces formes, qui sont réelles et constantes, mais choisit une solution moyenne peu compromettante, en considérant la forme nouvelle comme une simple variété de l'ancienne. Je suppose que c'est l'épaisseur plus importante de cette forme (E/L moyen = 0,702 contre 0,655 à *crassum*), et non pas l'allongement ou la costulation, qui est à l'origine de son nom *gibba*.

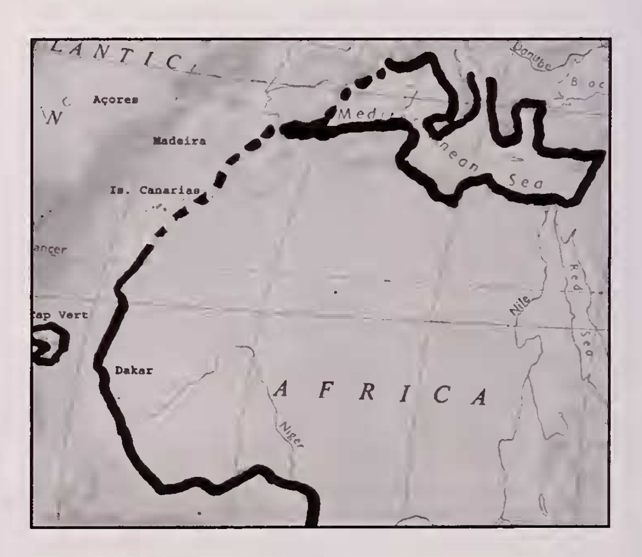


Carte 3. Distribution géographique de *L. oblongum gibba* (Jeffreys, 1863)

4) *Laevicardium oblongum senegalense* (Dautzenberg, 1891) (formes IV dans la première partie). Les quatre spécimens de var. *senegalensis* figurés par BDD pl. 48 et conservés au MNHN (Collection Dautzenberg des spécimens figurés par BDD), provenant de Dakar, sont considérés ici comme des syntypes. Le spécimen de la figure 11 est désigné comme lectotype, les trois autres comme paralectotypes:
- lectotype, une coquille 23,3 x 23,1 x 13,8 mm, BDD pl. 48, fig. 11
- paralectotype 1, une coquille 22,2 x 22,1 x 12,5 mm, BDD pl. 48, fig. 12
- paralectotype 2, une coquille 20,8 x 21,1 x 12,0,- mm, BDD pl. 48, fig. 13
- paralectotype 3, une coquille 20,0 x 20,0 x 11,0 mm, BDD pl. 48, fig. 10

(voir Tableau 4, No 26).

Les formes de ce groupe ont généralement été désignées comme var. *mediterranea* BDD. Cependant, le type de ce taxon, figuré par ces auteurs (1892: pl. 48, figs 7-8) et conservé au MNHN, est plutôt à ranger dans le groupe II (*crassum*), comme la plupart des représentants de ce groupe, présents depuis le sud de la péninsule ibérique jusqu'à l'ouest de la Méditerranée, qui montrent des caractères un peu différents des formes atlantiques plus septentrionales (plus petits, moins lourds et plus clairs (par exemple Fig. 12). Outre que le nom *senegalense* a priorité, les spécimens de *senegalense* figurés par BDD sont, chez ces auteurs, les seuls réellement représentatifs du groupe



Carte 4. Distribution géographique de *L. oblongum senegalense* (Dautzenberg, 1891)

5) *Laevicardium oblongum castanea* n. subsp. (formes V dans la première partie). Je désigne comme série type, un lot des Iles Canaries, recueilli par les bateaux de pêche, conservé au MNHN (cité Tableau 5, No 29). L'holotype est le deuxième

spécimen du lot, une coquille bivalve 37,6 x 30,5 x 23,7 mm, figurée ici Figs 8 et 9. Les autres spécimens du lot sont désignés comme paratypes.



Carte 5. Distribution géographique de *L. oblongum castanea* n. subsp.

Etymologie. Le mot *castanea* (= châtaigne) a été choisi pour rappeler la belle couleur brune brillante de l'intérieur des valves, qui peut exister chez toutes les formes du complexe, mais qui est plus fréquente et plus frappante ici.

Nota 1: Les relations entre les domaines de *L. oblongum oblongum* et *L. oblongum senegalense* en Méditerranée demandent encore à être précisées.
Nota 2: Dans la définition de Mayr de l'espèce polytypique, les diverses sous-espèces diffèrent non seulement phénotypiquement, ce qui est évident, mais aussi génétiquement. Dans le cas qui nous occupe, des différences génétiques ne sont pas connues pour l'instant, faute d'études.
Cependant, le comportement des juvéniles pourrait être une indication pour ce problème.

Problème des juvéniles. Les lots de juvéniles remarquables, où plusieurs formes du complexe, sinon toutes, sont représentées ensemble, et qui paraissent à première vue en contradiction avec le caractère polytypique de l'espèce, peuvent être interprétés de la façon suivante: par suite d'une variété génétique importante de l'espèce polymorphe *Laevicardium oblongum*, la plupart des combinaisons géniques possibles apparaissent lors de la reproduction, donnant lieu, au départ, à la coexistence de formes variées. Cependant, seules les formes adaptées écologiquement au domaine grandissent et deviennent adultes; les autres formes ont, dans les conditions de vie défavorables où elles se trouvent, des difficultés à se développer et meurent avant l'age adulte (sauf éventuellement quelques " variants individuels " ou quelques formes intermédiaires qui résistent et réussissent à atteindre une certaine maturité). Il est même possible que, dans certains cas, les formes les moins adaptées au domaine disparaissent avant les autres, peut-être même à l'état larvaire, ce qui expliquerait que certaines formes ne se rencontrent pas dans certains lots de juvéniles. Ces phénomènes semblent affecter particulièrement la forme non allongée II qui est la seule adaptée aux très faibles profondeurs; on constate en effet que, dans les lots de juvéniles des domaines plus profonds des formes allongées, les coquilles les plus petites (donc les moins âgées) sont statistiquement de la forme II (*crassum*), ce qui semble indiquer que ces formes disparaissent avant les autres. De même la disparition à l'état larvaire de toutes les formes " profondes " expliquerait la présence de cette seule forme dans les juvéniles du lot de Roundstone cité plus haut dans le domaine britannique de cette forme.
Quelle que soit l'explication que l'on en donne, l'existence de lots où, dans le domaine exclusif d'une forme adulte, se rencontrent des juvéniles nombreux appartenant à d'autres formes, est un fait et ne peut être mise en doute. Je n'ai cependant pas rencontré, dans la littérature, d'exposé de phénomènes comparables certains; ceux-ci peuvent être cependant rapprochés de ceux évoqués très sommairement par Mayr (1974: 92) qui fait intervenir dans certains cas une " sélection stabilisatrice " qui a tendance à: "conduire à l'élimination de tous les phénodéviants et qui se traduit par une mortalité plus élevée des types extrêmes". Ce processus n'est pas tout à fait en accord avec la définition de l'écophénotype donnée par Bates & Jackson (1987: 206), qui serait " a variant of a species, produced by non genetic modification of the phenotype by particular ecologic conditions ", définition qui se rapprocherait de la définition des " var. " de Linné, qui seraient dues (d'après Mayr 1974: 229) à " une modification non génétique du phénotype ".
Dans le cas de cette étude du complexe *oblongum-crassum* la constatation des phénomènes décrits plus haut, n'a été possible qu'avec relativement peu de matériel et d'échantillons représentatifs, mais on pourrait imaginer, en extrapollant, que toutes les formes, dans des états de développement plus ou moins avancés, peuvent être présentes partout, ce qui est possible compte tenu des juvéniles. Dans ce cas aurait on le droit d'utiliser la dénomination " sous-espèces ", la clause de ségrégation géographique ou d'habitat n'étant pas réalisée parfaitement? La réponse est difficile à formuler. Les études anatomiques plus poussées, les études génomiques, en particulier celle des relations génotype-phénotype, encore très peu avancées, apporteront peut-être un jour une solution à ces problèmes. En attendant, une solution provisoire serait de conserver le classement en sous-espèces phénotypiques (ou écophénotypiques), qui a malgré tout une valeur réelle, pour les seuls individus adultes, en négligeant les juvéniles, qui seraient désignés par le nom

spécifique seul et décrits en utilisant la dénomination par " formes ".

CONCLUSION

De nombreuses espèces polytypiques (comportant plusieurs sous-espèces, suivant les critères définis plus haut) ont été décrites chez les vertébrés. Chez les invertébrés et en particulier chez les mollusques, l'application du concept n'en est qu'à ses débuts, bien que le polymorphisme existe chez beaucoup d'espèces. Pour ma part, j'ai déjà décrit plusieurs espèces polytypiques chez les Cardiidae (Vidal 1993, 1997a, 1997b, 1999, 2000): *Vasticardium elongatum*: 6 sous-espèces; *Vasticardium orbita:* 4 sous-espèces; *Vasticardium luteomarginatum:* 3 sous-espèces; *Vasticardium flavum:* 3 sous-espèces; *Acrosterigma maculosum:* 2 sous-espèces.

La considération de sous-espèces " écologiques " est certainement encore moins répandue que celle des sous-espèces purement géographiques. Pourtant des influences du milieu sur le phénotype ont été notées depuis longtemps, en particulier chez les bivalves. Les exemples le plus souvent cités concernent les huitres (voir Haglund 1998). Chez les Cardiidae, il faut noter les travaux de Bateson (1889), de Loppens (1923) et de Mars (1951) sur le "complexe *edule-glaucum* " (autre groupe européen très polymorphe où plus de 100 " variétés " ont été décrites, mais qui est incontestablement constitué de deux espèces *Cerastoderma edule* et *Cerastoderma glaucum*). Ces auteurs mettent en évidence, chez les deux espèces plus ou moins confondues, une influence du milieu sur la forme. Loppens écrit, par exemple (1923: 66): " De tout ce qui précède, on voit que dans les transformations de *Cardium edule* la sélection naturelle ni aucun autre facteur de l'évolution n'interviennent. Il s'agit tout simplement de l'influence directe du milieu transformant chaque mollusque individuellement; ces transformations ne se transmettent pas à la progéniture. Le fait que l'hérédité n'intervient pas, chaque individu jeune peut se développer, soit en forme normale, soit en forme allongée, tout dépend de la nature du fond sur lequel il tombera ".

Les formes étudiées par Loppens semblent relever de la définition de Bates & Jackson (voir plus haut) des écophénotypes où les juvéniles sont tous équivalents et où les changements conduisant à des écomorphes différents se produisent au fur et à mesure de la croissance des individus sous l'influence du milieu. Dans d'autres cas, comme certains que j'ai cités dans l'Indo-Pacifique (voir Vidal 1999), pour les deux espèces *Acrosterigma maculosum* et *Acrosterigma impolitum* chez qui le nombre de côtes semble augmenter très fortement avec la profondeur, tous les morphes, variables en nombre de côtes, existeraient chez les juvéniles (chez les Cardiidae le nombre de côtes ne varie pas avec l'âge et je ne pense pas qu'il puisse varier pendant la croissance sous l'influence du milieu), et seuls subsisteraient à l'âge adulte ceux dont ce nombre reste en harmonie avec le milieu (sélection stabilisatrice de Mayr). Le complexe *oblongum-crassum* appartiendrait, comme on l'a vu, à ce deuxième type d' "écophénotypie ", peut être plus rare que le premier, dont il constituerait probablement un exemple remarquable.

La présente étude, basée à peu près uniquement sur les caractères des coquilles, n'a pour ambition que de présenter des faits d'observation et la bibliographie, ce qui amène à soulever les problèmes du complexe *oblongum-crassum,* L'interprétation taxonomique ici exposée n'a pas la prétention de vouloir être définitive, mais de fournir une " hypothèse de travail " dans la résolution de ce problème vieux de plus de deux siècles, et qui est vraisemblablement un " cas d'école "; la poursuite de son étude, en particulier par la biologie moléculaire (beaucoup d'autre matériel est certainement disponible, réellement ou potentiellement) devrait donc apporter des données intéressantes sur le comportement des espèces polymorphes et polytypiques, pour peu qu'un mode de pensée plus " populationiste " cède la place au mode de pensée purement " typologique ".

REMERCIEMENTS

Cet article me donne l'occasion de remercier les membres professionnels de l'ex- "Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie" du MNHN de Paris, qui m'ont accueilli parmi eux, à titre de "bénévole", il y aura vingt ans cette année, et qui m'ont toujours traité comme l'un des leurs. Je suis reconnaissant à tous pour l'aide qu'ils m'ont toujours aimablement apportée.

Je dois remercier également les responsables de plusieurs musées européens qui m'ont facilité l'étude des collections, sur place, ou grâce à des prêts de matériel: Ms Kathie Way, Natural History Museum, Londres; Dr J. Van Goethem, Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles; Pr Dr E. Gittenberger et Dr J. Goud, Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden; Pr. R. Moolenbeek, Zoologisch Museum, Amsterdam; Dr Tom Schiøtte, Zoologisk Museum, Copenhague.

Merci aussi au Pr. Dr J. Hylleberg, de l'université de Aarhus, Danemark, pour son aide.

BIBLIOGRAPHIE

Adams, H. & Adams, A. 1858. *The genera of Recent Mollusca* 2. J.V. Voorst, London, 661 p.

Adanson, M. 1857. *Histoire naturelle du Sénégal.* Coquillages. Bauche, Paris, 278 p.

Agüera, I.M. 1971. Moluscos bivalvos espanoles. *Publicaciones de la Universidad de Sevila* serie Veterinaria 5, 360 p.

Amouroux, J.-M. 1979. Etude monographique des siphons de quelques mollusques bivalves: adaptation et morphologie. *Oceanis* 5 (1): 33-89.

Barash, A. & Danin, Z. 1992. *Fauna Palestina. Mollusca I.* Annotated list of mediterranean Molluscs of Israel and Sinai. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, 405 p.
Barsotti, G. & Frilli, G. 1969. Contributo a la conoscenza della malacofauna dei fondi sublitorali dell'alto Tirreno (Mare toscano). *Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli* 37, 2° suppl.: 31-62.
Bates, L.R. & Jackson, J.A. 1987. *Glossary of Geology, 3rd edition*. American Geological Institute, Alexander, Virginia, 778 p.
Bateson, W. 1889. On some variations of *Cardium edule* apparently correlated to the life. *Proceedings of the Royal Society of London* 46: 204-210.
B.D.D. (voir Bucquoy , Dautzenberg & Dollfus 1892).
Biagi, V. & Corselli, C. 1978. Contributo alla conoscenza della malacofauna di un fondo S.G.C.F. (Pérès-Picard, 1964). *Conchiglie* 14 (1-2): 1-22.
Born, I. 1780. – Testacea Musei Caesarei Vindobonensis. J.P. Kraus, Vindobonae, 442 p.
Bourcart, J. 1955. Recherches sur le plateau continental de Banyuls-sur-mer. *Vie et Milieu* 6 (4): 435-524.
Breistoffer, M. 1962. Les mollusques littoraux de la plage de La Franqui (Aude). *Comptes rendus du 86e Congrès des sociétés savantes de Paris et des départements. Section des sciences:* 775 -780.
Brocchi, G.B. 1814. *Conchiologia fossile subappennina 2*. G. Silvestri, Milano, 554 p.
Brown, Th. 1844. *Illustrations of the Recent Conchology of Great Britain and Ireland*. London, Edinburgh, ed. 2, 144 p.
Bruguière, J.B. 1789. *Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle des Vers 1*. Pankoucke, Paris, 757 p.
Brusina, S. 1866. Contribuzione pella fauna dei Molluschi Dalmati. *Atti dell' Imperiale e Reale Società Zoologico-Botanica di Vienna* 16:134 p.
Bucquoy, E., Dautzenberg, Ph. & Dollfus, G 1892. *Les Mollusques marins du Roussillon 2*. J.B. Baillère & Fils, Paris, 884 p.
Byne, L. 1893. A Contribution towards a List of the Marine Mollusca of Teignmouth. *Journal of Conchology, London* 7: 175-188.
Byne, L. 1896. The Marine Mollusca of Teignmouth Bay. *Journal of conchology, London* 10: 75-85.
Cadée, G. C. 1968. *Molluscan Biocoenoses and Thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain*. E.J. Brill, Leiden, 121 p.
Cerulli-Irelli, S. 1908. Fauna Malacologica Mariana. *Palaeontologia Italica* 14: 77-140. Réedition 1969, vol.13 et 14 (Pelecypodes). Arnaldo forni, Pisa, 213 p.
Chaster, G.W. & Heathcote, W.H. 1894. A Contribution towards a List of the Marine Mollusca and Brachiopoda of the neibourhood of Oban. *Journal of Conchology, London* 7: 289-312.
Chemnitz, J.H. 1782. *Neues Systematisches Conchylien Cabinet*. Raspe, Nürnberg, 6, 375 p.
Clench, W.J. & Smith, L.C. 1944. The Family Cardiidae in the Western Atlantic. *Johnsonia* 1, 13: 1-32.
Coen, G. 1937. Nuovo saggio di una Sylloge Molluscorum Adriaticorum. *Consiglio nazionale delle ricerche. Real comitatoTalassographico Italiano*. Memoria 240, 173p.
Consolado Machedo, M.C. 1996. *Rei Dom Carlos campanhas oceanographicas. Estudo das collecçoes malacologicas*. Eduçoes Inapa, 189 p.
Consolado Macedo, M.C., Consolado Macedo, M.I & Borges, J.P. 1999. *Conchas Marinhas de Portugal*. Verbo, Lisboa, 516 p.
Cosel, R. von M S. *Seashells of tropical West Africa marine bivalves Mollusca from Rio de Oro to Southern Angola* (en préparation).
Cossignani, T., Cossignani, V., Di Nisio, A., Passamonti, M. 1992. *Atlante delle conchiglie del Medio Adriatico*. L' Informatore Piceno. Ancona, 118 p.
Crosse, H. 1868. Notes pour servir à l'histoire naturelle de quelques Mollusques de nos côtes et particulièrement des céphalopodes. *Journal de Conchyliologie* 16: 5-17.
Dautzenberg, Ph. 1891a. Voyage de la goélette *Melita* aux Canaries et au Sénégal, 1889-1890. *Mémoires de la Société Zoologique de France* 16: 16-65.
Dautzenberg, Ph. 1891b. Campagne scientifique du yacht l'*Hirondelle*, en 1886. Contribution à la faune malacologique du golfe de Gascogne. *Mémoires de la Société Zoologique de France* 16: 604-619.
Dautzenberg, Ph. 1927. *Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert 1er prince souverain de Monaco*. Fascicule 72: Mollusques de l'Océan Atlantique et du Golfe de Gascogne. Imprimerie de Monaco, 400 p.
Delamotte, M., Bardala-Theodoros, E. 1994. *Coquillages des Mers Grecques*. Museio Goulandre Phisikes Istorias. Cephise. 313 p.
Dillwyn, L.W. 1817. *Descriptive Catalogue of Recent Shells, arranged according to the Linnean Method, with particular attention to the synonymy*. I. J.& A. Arch, London, 580 p.
Donovan, E. 1804. *The Natural History of British Shells 1*, 36 pls.
Durand, M. 1974. Thanatocénoses du quaternaire supérieur du plateau continental rochelais. Problème général des altérations. *Travaux du laboratoire de paléontologie de la Faculté des Sciences d'Orsay*, Université de Paris, 119 p.
Fischer-Piette, E. 1977. Révision des Cardiidae (Mollusques Lamellibranches). *Mémoires du*

Muséum national d'Histoire naturelle, nouvelle série, Série A, Zoologie 101, 212 p.
Fleming, J. 1828. *A History of British Animals*. Edinburgh, London, 1ere éd., 565 p.
Forbes, E. & Hanley, S. 1848. *A History of British Mollusca and their shells 1*. J. van Voorst, London, 477 p.
Forbes, E. & Hanley, S. 1850. *A History of British Mollusca and their shells 2*. J. van Voorst, London, 557 p.
Gignoux, M. 1913. Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile. *Annales de l'Université de Lyon,* Nouvelle Série 1, Science, Médecine, Fascicule 36, A. Rey, Lyon et Baillères et fils , Paris, 693 p.
Gmelin, J.F. 1791. *Caroli a Linné Systema Naturae* 1, 6: 3021-3909.
Gomez Rodriguez, R. & Pérez Sanchez, J.M. 1998. *Molluscos Bivalvos de Canarias*. Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas, 425 p.
Granger, A. 1892. *Histoire naturelle de la France 7*, Mollusques (Bivalves), Tuniciers, Briozoaires. E. Deyrolle, Paris, 256 p.
Haglund,W.M. 1998. Ecophenotypes of the Late Cretaceous Oyster *Crassostrea subtrigonalis* (Evans and Shumard, 1857), Central Alberta, Canada *in Bivalves: an Eon of Evolution. P.A. Johnson and J.W. Haggart, University of Calgary:* 295-304.
Hernandez Otero, J. & Jimenez Millan, F. 1971. Distribucion de los Moluscos: Gasteropodos y Pelecipodos marinos de las costas de Galicia. *Cuadernos biologicos, Universitad de Granada* 1: 79-93.
Hidalgo, J.G. 1867. Catalogue des Mollusques testacés marins des côtes de l'Espagne et des îles Baléares. *Journal de Conchyliologie, Paris* 15: 115-175.
Hidalgo, J.G. 1870. *Moluscos marinos de Espana, Portugal y las Baleares 1*: 115-184.
Hidalgo, J.G. 1916. *Fauna Malacologica de Espana, Portugal y Baleares. Moluscos testàceos marinos*. Museo Nacional de sciencias naturales, Madrid, 752 p.
Hylleberg, J. 2004. *Lexical approach to Cardiacea*. Phuket Marine Biological Center special publication. Volumes 30-31. Tropical marine Mollusc Program (TMMP).
ICZN, *International Commission of Zoological Nomenclature 1999*. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
Jeffreys, J.G. 1863. *British Conchology. Marine Shells 2*, J. van Voorst, london, 465 p.
Keen, A.M. 1951. Outline of a proposed classification of the Pelecypod family Cardiidae. *Conchological Club of Southern California, Minutes* 111: 6-8.
Lamarck, J.B. 1809. *Philosophie zoologique*, tome 1. Dentu, Paris. 428 p.
Lamarck, J.B. 1819. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* 6 (1), Paris, 543 p.
Linné, C. 1758. Systema naturae per regna tria natura. editio decima, reformata. Stockholm, vol. 1, Regnum animale: 1-824.
Lister, M. 1687. *Historiae sive Synopsis Methodicae Conchyliorum*...Liber III, Londini, figs 1-288.
Locard, A. 1892. *Les coquilles marines des côtes de France*. J.B. Baillière et fils, Paris, 384 p.
Locard, A. 1896a. Catalogue des mollusques et brachiopodes dragués dans le golfe de Gascogne par le Professeur Koeler (Campagne du " Caudan ", août 1895). *Annales de la Société d'Agriculture de Lyon* 7° Série, 3: 205-222.
Locard, A. 1896b. Résultats scientifiques de la campagne du " Caudan " dans le golfe de Gascogne (août-septembre 1895). Mollusques testacés et Brachiopodes. *Annales de l'Université de Lyon* 26, fasc.1:129-241.
Locard, A. 1898. *Expéditions scientifiques du "Travailleur" et du "Talisman". Mollusques Testacés*. Masson, Paris 2: 515 p.
Locard, A. 1899. *Les coquilles marines des côtes de France. Description des familles, genres et espèces*. J.B. Baillière, Paris, 198 p.
Locard, A & Caziot, E. 1900. *Les coquilles marines des côtes de Corse*. J.B. Baillière, Paris, 297 p.
Loppens, K. 1923. La variabilité de *Cardium edule*. *Annales de la Société Zoologique de Belgique* 54: 33-67.
MacAndrew, R.1851. Notes on the distribution and range in depth of Mollusca and other marine animals observed on the coasts of Spain, Portugal, Barbary, Malta and Southern Italy in 1849. *Report of the British Association for the advancement of Science,* Session 1850: 264-304.
MacAndrew R., 1854. *On the geographical distribution of Testaceous Mollusca in the North Atlantic and neighbouring seas*. H. Greenwood, Liverpool, 51 p.
Malatesta, A.1974. Malacofauna Pliocenica Umbra *Memorie per servire alla descrizione della Carta Geologica d'Italia* 13: Ugo Pinto, Roma, 498 p.
Marion, A.F. 1883 Considérations sur les faunes profondes de la Méditerranée. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Marseille* 1, art. 2: 1-50.
Mars, P. 1959. Les faunes malacologiques quaternaires " froides " de Méditerranée. Le gisement du Cap Creus. *Vie et Milieu* 9 (3), 1958: 293-309.

Mars, P. 1965. *Faune Marine des Pyrénées Orientales 5. Mollusques Aplacophores, polyplacophores et Bivalves.* Masson et Cie, Paris, 156 p.
Marshall, J.T. 1897. Additions to " British conchology ". *Journal of Conchology, London*, 8: 338-395.
Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution.* Harvard University Press, Cambridge, 797 p.
Mayr, E. 1970. *Population, species and evolution.* Harvard University Press, Cambridge, 797 p.
Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris, 496 p. [Traduction française de Mayr 1970 avec additions de passages de Mayr 1963].
Mayr, E., Linsley, E.G., Usinger, R.L. 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology.* McGraw-Hill, New York, Toronto, London, 336 p.
Montagu, G. 1803. *Testacea Britannica or Natural History of British Shells, Marine, Land and Fresh water.* London 1, 296 p.
Monterosato, T.A. 1872. *Notizie intorno alle Conchylie mediterranee.* Palermo, 61 p.
Nichols, A.R. 1900. A List of the Marine Mollusca of Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy* 3° Ser., 5, 4: 477-662.
Nicklès, M. 1950. *Mollusques testacés marins de la côte occidentale d'Afrique.* Manuels ouest-africains, Lechevalier, Paris 2, 269 p.
Nobre, A. 1931. *Moluscos marinos de Portugal 1.* Porto, 466 p.
Nordsiek, F. 1969. *Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia) vom Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarzes Meer.* G. Fischer, Stuttgart, 253 p.
Nyst, P.H. 1843. *Description des Coquilles et des Polypiers fossiles des terrains tertiaires de la Belgique.* M. Hayez, Bruxelles, 675 p.
Pallary, P. 1900. Coquilles marines du littoral du département d'Oran. *Journal de Conchyliologie, Paris* 48: 211-422.
Pantanelli, D. 1893. Lamellibranchi pliocenici. Enumerazione e sinonimia delle specie dell' Italia Superiore e Centrale. *Bolletino della Societa Malacologica Italiana* 7: 1-295.
Parenzan, P. 1974. *Carta d'identità delle conchiglie del Mediterraneo.* Vol 2, Bivalvi. Bios Taras, Taranto, 546 p.
Paulus, M. 1949. Contribution à l'étude du Quaternaire du Sénégal. Sur un gisement de Mollusques pleistocènes à l'anse Bernard, près de Dakar. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence, Marseille* 17: 17-27.
Pavia, G. & Demagistris, L. 1971. Cardiacea del Pliocene medio e superiore dell'Astiano. *Conchiglie* 7(7-8): 94-112.
Pennant, Th. 1777. *British Zoology 4. Crustacea, Mollusca, Testacea.* B. White, London, 136 p.
Perès, J.M. & Picard, J. 1964. Nouveau manuel de bionomie bentique de la mer Méditerranée. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume* 31 (47): 1-317.
Poggiani, L., Mattioli, G. & Micali, P. 2004. I Molluschi marini conchiferi della Provincia di Pesaro e Urbino. *Quaderni dell''ambiente* 17: 1- 175.
Poli, J.X. 1791. *Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome tabulis aeneis illustrata* Tome I. Parmae, 50 p.+ Xii pp.+ explication pls I-Xviii.
Poli, J.X. 1795. *Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome tabulis aeneis illustrata* Tome II Parmae, 264 p. + Xii pp. + explication pls XiX- XXXiX.
Poppe, G.T. & Goto, Y. 1993. *European Seashells 2 (Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda).* Christa Hemmen, Weisbaden, 221 p.
Poutiers, J.M. 1987. Bivalves *in: Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et Mer Noire, Zone de pêche 37, Révision 1- Vol 1, Vegétaux et Invertébrés.* Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. Rome:369-512.
Pruvot, G. 1895. Coup d'œil sur la distribution des invertébrés de la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archives de Zoologie expérimentale générale* 3 (3): 629-658.
Pruvot, G. & Robert, A. 1897. Sur un gisement sous-marin de coquilles anciennes au voisinage du Cap Creus. *Archives de Zoologie expérimentale générale* 3 (5): 497-510.
Reeve, L. 1844-45. *Conchologia Iconica 2. Monograph of the genus Cardium.* London, 22 pls.
Risso, A. 1826. *Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes.* F.G. Levrault, Paris, 4, 439 p.
Rolàn, E. & Etero-Smith, J. 1996. *Guia dos Moluscos de Galicia.* Galaxia, Segovia, 318 p.
Rolàn Mosquera, E., Etero-Smith, J. & Rolàn Alvarez, E. 1989. Moluscos de la ria de Vigo 2. Polyplacoforos, Bivalvos, Escafopodos, Cefalopodos. *Thalassas*, Anexo 2: 1-276.
Sacco, F. 1899. *I Molluschi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria 27.* Carlo Clausen, Torino, 102 p.
Schneider, J.A. 1995. Phylogeny of the Cardiidae (Mollusca, Bivalvia): Protocardiinae, Laevicardiinae, Lahilliinae, Tulongocardiinae subfam. n. and Pleuriocardiinae subfam. n. *Zoologica Scripta* 24(4): 321-346.
Schröter, J.S. 1784. *Einleitung in die Conchylienkenntnis nach Linné 2*, 726 p.

Sowerby, G.B. 1841. *The Conchological Illustrations. Cardium. A catalogue of Recent species and corrected list of figures*. London, 8 p.
Spengler, K 1799. Over det toskallede slaegt *Cardium* Linnei. *Skrivter Naturhistorie Selskabet Kiöbenhagen* 5 (1): 1-60.
Stoliczka, F. 1871. Cretaceous fauna of Southern India. The Pelecypoda, with a review of all known genera of this class, fossil and recent. *Geological survey of India* ser. 6 (3): 1-537.
Stossich, A. 1866. *Enumerazione dei Molluschi del golfo di Trieste*. C. Coen, Trieste, 19 p.
Swainson, W. 1840. *A Treatise on Malacology, or Shells and Shell-Fish*. London, 419 p.
Terreni, G. 1981. *Molluschi Conchiferi del mare antistante la costa toscana*. Livorno, 100 p.
Tregelles, G.F. 1896. The Marine Mollusca of Cornwall. *Journal of Conchology, London* 8: 191-262.
Tryon, G.W. 1872. Catalogue of the recent species of the family Cardiidae. *American Journal of Conchology* 7:259-275.
Turton, W. 1819. *A Conchological Dictionary of the British Islands*. J. Booth, London, 262 p.
Vaugham, W. 1905. The Marine Mollusca of Tenby and neighbourhood: a further contribution. *Journal of Conchology, London* 11: 216-218.
Vidal, J. 1993. Variability of *Acrosterigma elongatum*, a polytypic species (Mollusca, Cardiidae). *Journal of the Malacological Society of Australia* 14: 41-58.
Vidal, J. 1997a. Large Trachycardiinae from the Indo-West Pacific: The group of *Vasticardium orbita* (Broderip & Sowerby, 1833) (Mollusca, Cardiidae). *Molluscan Research* 18: 11-32.
Vidal, J. 1997b. Taxonomic revision of the Indo-Pacific *Vasticardium flavum* species group. *Zoosystema* 19 (2-3): 233-253.
Vidal, J. 1999. Taxonomic review of the elongated cockles: genera *Trachycardium*, *Vasticardium* and *Acrosterigma* (Mollusca, Cardiidae). *Zoosystema* 21 (2): 259-335.
Vidal, J. 2000. Reflections on the distribution of polytypic species of the genus *Vasticardium* (Mollusca, Cardiidae) from the Indo-Pacific. *Phuket Marine Biological Center Special Publication* 19 (2): 353-362.
Vio, E. & De Min R. 1996. Contributo a la conoscensa dei Molluschi marini del Golfo di Trieste. *Atti del Museo civico di storia naturale di Trieste* 47: 173-233.
Voskuil, R.P.A. & Onverwagt, W.J.H. 1989. Inventarization of the Recent European and West African Cardiidae (Mollusca, Bivalvia). *Gloria Maris* 28 (4-5): 49-96.
Weinkauff, H.C. 1867. *Die Conchylien des Mittelmeeres 1. Mollusca acephala*. Th. Fischer, Cassel, 301 p.
Wood, S.V. 1850. *A monograph of the Crag Mollusca 2, Bivalves*. Palaeontological Society London, 342 p.
Wood, W. 1815. *General Conchology; or a Description of Shells, arranged according to the Linnean System*. J. Booth, London, 246 p.